Agrobiodivers Improv Nutr Health Life Qual, 5, 2021(1): 133–159

Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality

DOI: https://doi.org/10.15414/ainhlq.2021.0014

Research Article OPEN ACCESS

Structural diversity of trichomes and pubescence of Brassicaceae Burnett of the flora of Ukraine with an emphasis on ecology

Структурна різноманітність трихом і опушення Brassicaceae Burnett флори України з акцентом на екологію

Antonina Ilyinska

M.M. Gryshko National Botanic Garden, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Article Details:
Received: 2021-04-05
Accepted: 2021-04-28
Available online: 2021-05-31

Species of the Brassicaceae family (crucifers), which are of great scientific and practical importance, are inherent by a wide variety of trichome structures. Trichomes – specialized cells of the epidermis, modulate the response of plants to biotic and abiotic stresses. We investigated the structural diversity of trichomes and the features of pubescence of all (252 species, 73 genera) Brassicaceae species of the flora of Ukraine. Trichomes were studied on living plants and based on materials from seven herbaria, as well as on the basis of analysis of literature data. Stereoscopic and electronic scanning (JSM-6060 LA) microscopes were used in this investigation. To describe the structural diversity of trichomes, an original four-level hierarchical classification was developed, taking into account a complex of features, including functional specificity (covering or glandular), the nature and degree of hair branching, as well as the features of the orientation of their rays. The pubescence of plants was divided into isomorphic (consists of one type of trichomes) and heteromorphic (formed by two or more types of hairs with or without glandular structures). Hairs are completely absent in 23 species of 15 genera of the flora of Ukraine. Isomorphic pubescence is characteristic of the most (170 species) cruciferous plants and is represented by simple (120 species), Malpighian (23 species), stellate (23 species), dendroid (3) and fork-shaped (1 species) trichomes. The composition of heteromorphic pubescence is dominated by a combination of simple and fork-shaped hairs: it is observed in 44 species. There are glandular structures in the pubescence of 14 species. The structural diversity of Brassicaceae trichomes correlates, in general, with the temperate continental climate of Ukraine. Species without hairs or pubescent with simple trichomes, including those in combination with fork-shaped hairs, are observed in biotopes with sufficient moisture, optimal insolation, and satisfactory soil quality. Species with dense branched trichomes inhabit arid biotopes with intense insolation, insufficient moisture, and poor substrate. In the flora of Ukraine, the evolutionary-phylogenetic line LII included non-pubescent species or those with simple hairs. The cruciferous line LI is characterized by isomorphic and heteromorphic pubescence. In species LIV, heteromorphic pubescence predominates. Glandular structures are observed in the heteromorphic pubescence of taxa of line LIII.

Keywords: Brassicaceae, trichomes structure, ecology of species, flora of Ukraine

Вступ

Родина Brassicaceae Burnett включає близько 4000 видів, які входять до складу 52 монофілетичних триб (Al-Shehbaz, 2012) або шести молекулярно-філогенетичних клад (Huang et al., 2015; Nikolov et al., 2019). Хрестоцвіті поширені на всіх континентах, за винятком Антарктики.

***Corresponding Author:** Antonina Ilyinska, M.M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine Timiryazevskaya str., 1, Kyiv 01014, Ukraine
ilynska@ukr.net

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

У світовій економіці хрестоцвіті займають третє місце після злакових та бобових. Серед них багато важливих харчових, кормових, олійних, медоносних, вітамінних, лікарських, а також декоративних рослин (Sokolov, 1985; Ilyinska et al., 2007; Warwick, 2011; Anjum et al., 2018; Rakhmetov et al., 2018; Vergun et al., 2019, 2020, 2021; Jabeen, 2020). В агропромисловому комплексі та приватному секторі України найчастіше використовують види майже 20 родів, зокрема *Armoracia* G.Gaertn., B.Mey. & Scherb., *Brassica* L., *Camelina* Crantz, *Eruca* Mill., *Hesperis* L., *Lepidium* L., *Matthiola* L., *Raphanus* L. та ін.

До Brassicaceae належать декілька модельних об'єктів сучасної біології, зокрема: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – відомий біологам усього світу (Mitchell-Olds, 2001; Van Norman and Benfey, 2009; Sivasubramanian et al., 2015); комплекс *Brassica oleracea* L. – дослідження перспектив використання видів для інновацій агросистем і виробництва продуктів харчування (Branca and Maggioni, 2020; Żyła et al., 2021); види *Capsella* Medik. – стандарт для дослідження способів запилення рослин (Hurka et al., 2012); види Aethionema W.T.Aiton та *Lepidium* – еталони для вивчення структурних і функціональних аспектів диморфізму плодів та особливостей їхнього еволюційного розвитку (Mummenhoff et al., 2009; Arshad et al., 2020; Walden et al., 2020b). Більше 100 видів із 11 родів Brassicaceae толерантні до важких металів і здатні гіперакумулювати Cd, Ni, Pb, Se, Sr, Zn (Warwick, 2011; Godé et al., 2012; Dar et al., 2018; Agnihotri and Seth, 2019; Nikolić and Tomašević, 2020). *Arabidopsis halleri* (L.) O'Kane et Al-Shehbaz та *Noccaea caerulescens* (J.Presl et C.Presl) F.K.Mey. – зразки для вивчення адаптації рослин до ґрунтів, забруднених важкими металами, зокрема цинком, кадмієм та свинцем, і для досліджень толерантності рослин до важких металів (Assunção et al., 2003; Bothe and Słomka, 2017). Ці види пропонують використовувати для фіторемедіації ділянок, забруднених важкими металами. Brassicaceae служать також моделлю для вивчення особливостей історичного розвитку рослин, завдяки біологічній, морфологічній, фізіологічній, генетичній та геномній різноманітності в поєднанні з широкою екологічною пластичністю (Bomblies and Weigel, 2007; Koenig and Weigel, 2015; Nikolov and Tsiantis, 2017; Nikolov et al., 2019; Mattila et al., 2020; Walden et al., 2020b).

У складі родини є рідкісні та ендемічні види, занесені до Червоних книг різних країн та континентів. У флорі України, наприклад, є 30 таких видів (Didukh, 2009). Великим числом представлені бур'янові рослини, здатні розповсюджуватися далеко за межі свого природного ареалу. На території України чужорідні види входять до складу родів *Capsella*, *Chorispora* R.Br. ex DC., *Descurainia* Webb et Berthel., *Diplotaxis* DC., *Draba* L., *Lepidium*, *Sisymbrium* L. тощо (Protopopova, 1991; Ilyinska et al., 2007; Dorofeev, 2012).

Brassicaceae властива велика морфологічна одноманітність будови квіток (див. Nikolov, 2019) і, навпаки, значна структурна різноманітність листків, плодів та трихом, що було відомо ще з часів Ліннея і відображено у флористичних публікаціях, у тому числі сучасних, що охоплюють різні за площею території, наприклад «*Flora Europaea*» (Ball et al., 1993), «Конспект флоры Восточной Европы» (Dorofeev, 2012), «*Flora of Pan-Himalaya*»(Al-Shehbaz, 2015) тощо.

Трихоми – спеціалізовані клітини епідерми, відіграють важливу роль в еволюції рослин. Вони сприяють їхньому нормальному розвитку за надзвичайно високих або низьких температур, посухи чи ультрафіолетового опромінення, слугують їм захисним бар'єром від біотичних і абіотичних стресів, регулюють газообмін, енергетичний та водний баланс (Xiao et al., 2017; Karabourniotis et al., 2020).

Прості (покривні) трихоми Brassicaceae одноклітинні, а залозисті – одноклітинні або багатоклітинні. Їх здавна описували і використовували в систематиці родини як важливі ознаки таксонів видового, інфрародового або родового рангів (Linné, 1753; Candolle de, 1821, 1824; Hayek, 1911; Bush, 1939; Janchen, 1942; Kotov, 1953, 1979, 1987; Dvořák, 1965, 1971, 1973; Ball et al., 1993; Polatschek, 2010, 2011). Перша спроба класифікації трихом хрестоцвітих належить Dennert (1885). Автор, залежно від наявності або відсутності та форми волосків, розділив 96 видів на три групи: з відсутніми трихомами; опушені простими нерозгалуженими і розгалуженими волосками; опушені тільки зірчастими трихомами. Prantl (1891) був й досі залишається єдиним систематиком хрестоцвітих, хто розглядав структурні особливості трихом важливими діагностичними та філогенетичними ознаками таксонів вищих рангів – триб і підтриб. Автор виділив п'ять типів простих волосків (нерозгалужені, безладно розгалужені, зірчасті, двороздільні і лускоподібні) і два типи

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

залозистих структур (багатоклітинні з довгою ніжкою і одноклітинною залозистою голівкою та багатоклітинні сидячі) і використав їх для розробки власної системи родини. У подальших працях для родини вказували від чотирьох до 16 типів волосків (Theobald et al., 1979; Abdel, 2005; Beilstein et al., 2006, 2008).

Удосконалення методів сканувальної електронної мікроскопії та інтенсивний розвиток молекулярно-біологічних досліджень стали потужним стимулом для конкретизації будови трихом і розширення таксономічної й діагностичної інтерпретації їхніх структурних особливостей. Як результат – описані нові типи волосків, деталізована структура трихом багатьох видів, родів та триб в повному обсязі чи в межах окремих регіонів (Ilyinska, 2003; Ilyinska and Shevera, 2003a, b; Abdel, 2005; Ančev and Goranova, 2006; Beilstein et al., 2006, 2008; Spaniel et al., 2012; Fuentes-Soriano and Al-Shehbaz, 2013; Magauer et al., 2014; Mousavi and Sharifi-Rad, 2014; Mirzadeh et al., 2015). Тепер велику увагу приділяють дослідженню розвитку трихом Brassicaceae на молекулярному та генетичному рівнях (Pattanaik et al., 2014; Mazie and Baum, 2016; Doroshkov et al., 2019; Chopra et al., 2019; Hülskamp, 2019; Walden et al., 2020a). Встановлено, що процес розвитку трихом контролюється багатьма генами (Schellmann and Hulskamp, 2005). Широко аналізують також вплив біотичних та абіотичних чинників довкілля на формування, структуру та функціонування трихом (Broadhurst et al., 2004; Mershon et al., 2015; Prats-Mateu et al., 2016; Liu et al., 2017; Weigend et al., 2018; Fukuda et al., 2020; Karabourniotis et al., 2020). Актуальним залишається вивчення видового розмаїття волосків. Характеристику трихом відносять до числа обов'язкових дескрипторів морфологічного опису нових таксонів (Brock et al., 2019; Koch and Lemmel, 2019; Al-Shehbaz, 2020; Salariato et al., 2020). Все ж в повному обсязі будова та функції трихом Brassicaceae ще не вивчені й досі.

Адаптивну важливість трихом у пристосуванні видів до чинників довкілля, особливо до посушливих умов існування, встановили ще в 20-му столітті (Schimper 1903; Palladin, 1912; Vasilevskaya, 1954; Johnson, 1975). Всебічні дослідження останніх десятиліть показали, що роль опушення у взаємодії рослин і довкілля недооцінювали (Steets et al., 2010; Bickford, 2016; Xiao et al., 2017; Karabourniotis et al., 2020). Трихоми модулюють енергетичний, водний та вуглецевий баланс рослин (Bickford, 2016). Існує взаємозв'язок між щільністю трихом і захисною здатністю опушення. Спектральні властивості листків із незначним опушенням практично не відрізняються від таких неопушених листків (Mershon et al., 2015). Дефіцит ґрунтової води, висока температура повітря та недостатність тиску водяного пару збільшують щільність трихом (Bickford, 2016). Густе опушення захищає рослини від інтенсивної інсоляції (Yang et al., 2008), а УФ-випромінювання стимулює розвиток трихом у мутацій *Arabidopsis thaliana* (Yan et al., 2012). Суттєвий захист від світлового стресу забезпечують також кутикула та кутикулярний віск (Koch et al., 2008; Koch and Barthlott, 2009). Значно менше досліджень стосувалося захисної ролі тих чи інших структурних типів трихом. Роль морфологічної конструкції трихом листка в модуляції оптичних властивостей рослин родини Brassicaceae в альпійських біотопах досліджена на прикладі близькоспоріднених видів роду *Pachycladon* Hook.f. (Mershon et al., 2015). Автори показали, що саме структурний тип волосків, а не їхня щільність, є основним елементом листкової поверхні, що регулює відбивну і поглинаючу здатності листка. Найнижчий коефіцієнт відбиття був у не опушеного *P. fastigiatum* (Hook.f.) Heenan et A.D. Mitch., дещо вищий – у *P. enysii* (Cheeseman ex Kirk) Heenan et A.D. Mitch., на листках якого переважали фуркатні й прості волоски, і найвищий – у *P. stellatum* (Allan) Heenan et A.D. Mitch., що мав дуже розгалужені (дендроїдні – за визначенням авторів) трихоми.

Мета нашої роботи – з'ясувати структурну різноманітність трихом та специфіку опушения видів Brassicaceae флори України з особливим наголосом на їхню екологію.

Матеріали та методи

Методологія дослідження

Використано концепцію монотипного стандарту виду.

Об'єкти та матеріал дослідження

Досліджено 252 види 73 родів родини Brassicaceae флори України. Морфологічну будову трихом вивчали на гербарних зразках, депонованих в гербаріях YALT, KW, LWKS, LWS, KWHA, LE, MW; акроніми гербаріїв наведені згідно Thiers (2020). Також було взято до уваги літературні дані. Для деяких видів волоски досліджували на живих рослинах.

Методи дослідження

Опушення всієї рослини аналізували за допомогою стереоскопічного мікроскопа. Структуру трихом листка і квітконіжки досліджували на сканувальному електронному мікроскопі JSM-6060 LA, для чого невеликі їхні фрагменти були приклеєні до металевого столика і напилені золотом, відповідно до загальноприйнятої методики. Для опису структурної різноманітності трихом ми розробили оригінальну чотирирівневу ієрархічну класифікацію трихом, на основі аналізу їхньої функціональної специфіки (покривні та залозисті), характеру і ступеня галуження, особливостей орієнтації їхніх променів, а також числа клітин в залозистому волоску (Рисунок 1). Класифікація включає п'ять основних типів покривних волосків та два типи залозистих структур.

Прості (нерозгалужені) волоски в хрестоцвітих флори України дуже різноманітні за розміром, товщиною клітинної стінки і орієнтацією, що здавна використовували в систематиці родини для діагностики таксонів різних рангів.

Мальпігієві або фіксовані посередині (medifixed) трихоми не мають ніжки й складаються з двох первинних променів (розгалужень), які щільно притиснуті й паралельні до поверхні епідерми. Первинні промені (один або обидва) можуть дихотомічно галузитися. Залежно від особливостей галуження, спстерігаються дво-, три- (один з двох променів дихотомічно галузиться), чотири- (обидва первинні промені дихотомічно галузяться) й п'яти-семипроменеві (один або обидва промені двічі дихотомічно галузяться) мальпігієві волоски. Прийнятий розподіл мальпігієвих трихом відповідає класифікації Polatschek (2010–2012, 2013a,b.) і включає волоски, описані різними авторами як: «T-shaped» (Metcalfe and Chalk, 1950), «2-armed, T-shaped», (Theobald et al., 1979), «medifixed» (Beilstein et al., 2006), «kompassnadelförmige» (Polatschek, 2010–2012, 2013a,b; Mutlu, 2010). Різноманітність (якісну

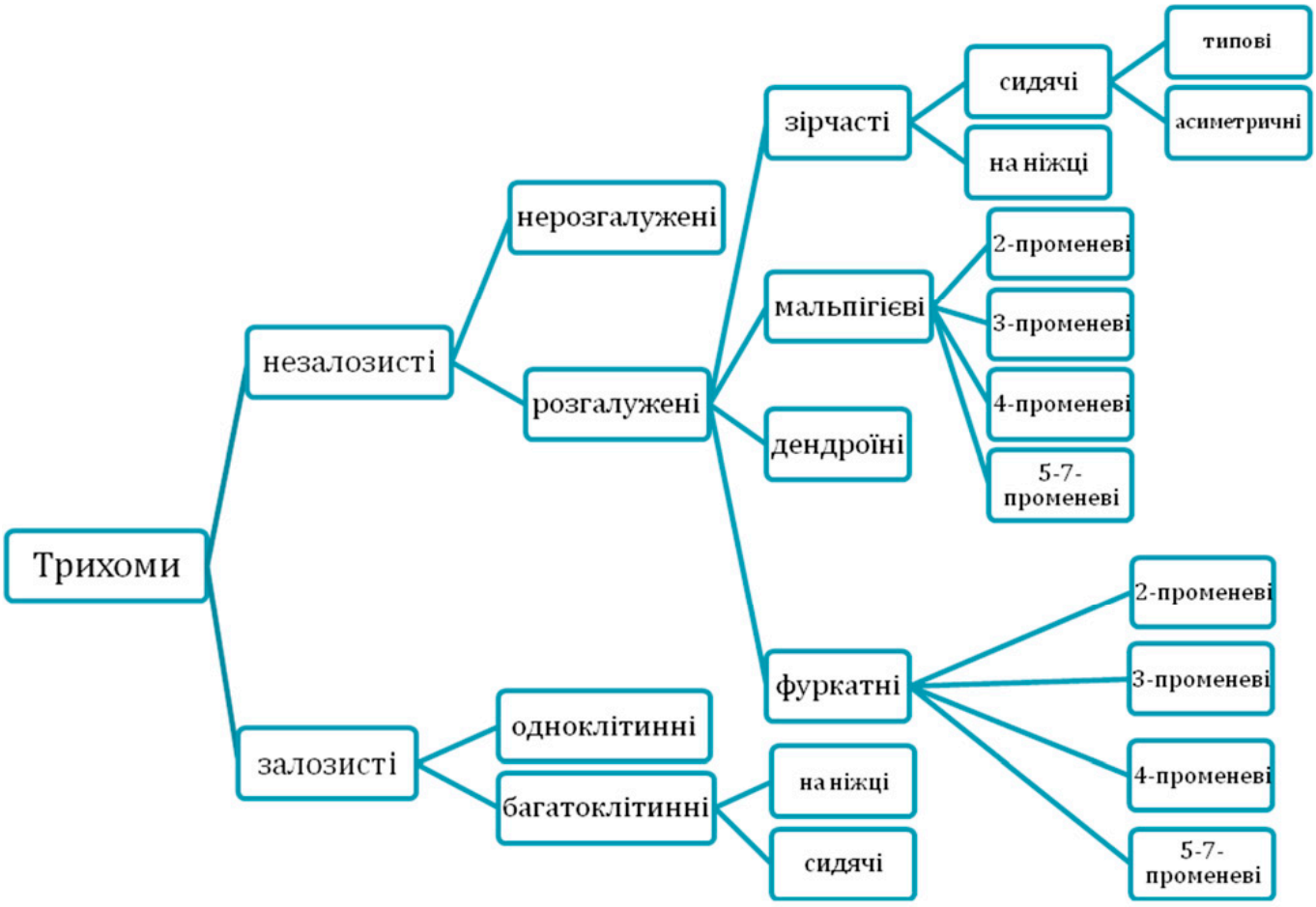


Рисунок 1 Класифікація трихом видів Brassicaceae Burnett флори України
Figure 1 Classification of trichomes of Brassicaceae Burnett species of Ukrainian flora

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

і кількісну) мальпігієвих трихом практично всіх видів *Erysimum* L. s. l., в тому числі тих, що поширені на території України, дуже ретельно вивчив і описав A. Polatschek (2010–2012, 2013a,b). Автор підкреслив також, що «зірчасті» волоски, які вказують деякі автори для роду *Erysimum*, не тотожні тим зірчастим трихомам, що характерні для роду *Alyssum* L. (Polatschek and Rechinger, 1968).

Зірчасті трихоми сидячі або мають дуже короткі ніжки і декілька дихотомічно розгалужених первинних променів, які відгалужуються практично від одного центру і орієнтовані паралельно до поверхні епідерми. Кожний промінь зазвичай дихотомічно галузиться один або декілька разів й тоді формується багато (до кількох десятків) кінцевих розгалужень. Зірчасті волоски бувають симетричні, коли всі промені майже однаково розвинені, або асиметричні, якщо частина променів значно коротша, порівняно з іншими, або деформована чи недорозвинена. Асиметричні зірчасті волоски тільки з двома добре розвиненими променями й одним або декількома недорозвиненими іноді називають фуркатними, з чим не можна погодитися. У деяких видів, які відсутні у флорі України – промені з'єднуються дуже розвиненою кутикулою і в таких випадках утворюються зірчасто-лускаті трихоми, наприклад в окремих видів триби *Physarieae* B.L. Rob. in A. Gray et S. Watson (Fuentes-Soriano and Al-Shehbaz, 2013). Для мальпігієвих та зірчастих трихом дуже характерна біомінералізація, особливо карбонатом кальцію (Hopewell et al., 2021).

Фуркатні (вилчасті) волоски складаються з двох частин – виразної проксимальної (ніжки) та дистальної, яка дихотомічно розділена на два нерозгалужені або розгалужені промені. Промені завжди спрямовані під кутом до поверхні листка чи іншого органу рослини, що відрізняє фуркатні волоски від мальпігієвих та зірчастих трихом із горизонтально орієнтованими променями. Найчастіше спостерігаються дво-, три- (один з двох променів дихотомічно галузиться), чотири- (обидва первинні промені дихотомічно галузяться) й п'яти-семипроменеві (один або обидва промені двічі дихотомічно галузяться) фуркатні трихоми. Окремі види або їх групи можуть відрізнятися за довжиною ніжки та ступенем галузистості дистальної частини вилчастих волосків. Унаслідок розвитку дуже короткої ніжки формуються модифіковані фуркатні волоски, які часто називають розгалуженими, зірчастими або дендроїдними.

Дендроїдні трихоми мають виразну, але різної довжини, ніжку та безладно розгалужені, неоднакові за розміром і по-різному орієнтовані промені. Metcalfe (1950). Спочатку їх взагалі не наводили для хрестоцвітих, а потім автори вказували для родини три їхні модифікації: dendritic (branching), dendritic-many branched та dendritic-branching terminal (Theobold et al., 1979). Дефініція дендроїдних трихом дуже лаконічна (Payne, 1978). Можливо тому трактування цього типу трихом у хрестоцвітих, на наш погляд, дуже неоднозначе.

Залозисті волоски і залозки прийняті нами в загальновизнаному розумінні (наприклад, Theobald et al., 1979). Секреторні структури хрестоцвітих бувають багатоклітинними (на ніжці або сидячі) або одноклітинними (залозки).

Сукупність усіх трихом на рослині формує її опушення. Типи опушення можна виділяти за різними ознаками – залежно від розміру, форми чи орієнтації в просторі волосків, ступеня їхнього розвитку, особливостей та щільності розташування на органах рослини. Для видів Brassicaceae флори України ми виділяємо два типи опушення, зумовлені якісним складом трихом: ізоморфне (складається з одного будь-якого типу покривних волосків) і гетероморфне (включає два або декілька типів волосків із залозистими структурами або без них).

Статистичний аналіз

Для опрацювання отриманих даних використано програму PAST 2.17 (Норвегія, 2001).

Результати та обговорення

Рослини видів Brassicaceae можуть бути голими або опушеними. У флорі України відсутні волоски в 23 видів 15 родів (Рисунок 2). Неопушені рослини характерні для видів декількох моно- чи оліготипних родів, наприклад, *Armoracia*, *Calepina* Adans., *Myagrum* L. В деяких полі- чи оліготипних родах, наприклад *Noccaea* Moench, *Subularia* Ray ex L., та *Cakile* Mill., домінують неопушені рослини, тоді як в інших – види з відсутніми трихомами поодинокі (*Brassica*, *Cardamine* L., *Crambe* L., *Lepidium*, *Rorippa* Scop., *Cochlearia* L.). Більша половина видів (15) – це однорічники або дворічники, інші – багаторічники. Неопушені хрестоцвіті входять зазвичай до складу гумідних, аридних чи антропогенно трансформованих біотопів і показують досить високу толерантність до засолення й підвищеної

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

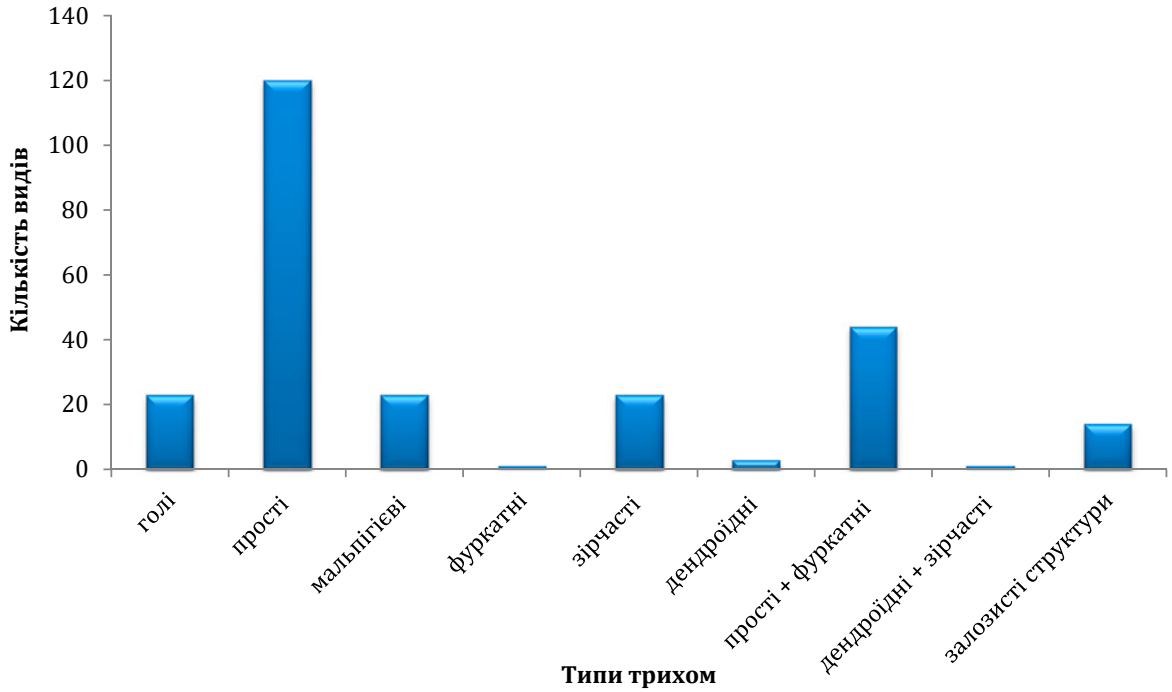


Рисунок 2 Кількісний розподіл трихом родини Brassicaceae Burnett флори України
Figure 2 Quantitative distribution of trichomes of Brassicaceae Burnett family of the flora of Ukraine

кислотності субстрату. Багато з них характерні для узбережних чи приморських екотопів (*Rorippa prolifera* Simonk., *R. dogadovae* Tzvelev, *Cakile euxina* Pobed., *Crambe maritima* L. тощо). Зазвичай таким видам властива добре розвинена кутикула з восковими структурами, як наприклад у *Myagrum perfoliatum* L. (Ilyinska et al., 1998). Деякі з них (наприклад, види *Cakile*) є сукулентами.

Опушення хрестоцвітих флори України сформоване дуже різноманітними за будовою волосками. Воно складається тільки з одного типу трихом (ізоморфне) або формується різними типами волосків (гетероморфне). Може бути факультативним – спостерігатися не на всіх рослинах одного й того ж виду чи не в усіх видів того самого роду або облігатним – характерним для всіх рослин виду чи для всіх видів роду.

Ізоморфне опушення досліджених видів флори України формується простими (нерозгалуженими), мальпігієвими, зірчастими, фуркатними чи дендроїдними волосками. Залозисті трихоми в його складі відсутні.

Прості (нерозгалужені) волоски – найпоширеніший тип трихом у хрестоцвітих флори України (Рисунок 2). Такі волоски характерні для 164 видів 44 родів. На рослинах 120 видів 24 родів вони формують ізоморфне опушення, а в інших – входять до складу гетероморфного. У політипних родах прості волоски спостерігаються не в усіх видів. Наприклад, види з наявними чи відсутніми волосками характерні для родів *Brassica*, *Cardamine* та *Lepidium*. Голі або незначно опушені рослини спостерігаються в *Rorippa austriaca* (Crantz) Besser, *R.* × *anceps* (Wahlenb.) Rchb., *R. brachycarpa* (C.A.Mey.) Hayek, а також *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J.Presl et C.Presl) Rchb., *B. vulgaris* W.T.Aiton та *B. verna* (Mill.) Aschers. Щільність та топографія простих трихом також варіюють. У *Sobolewskia sibirica* (Willd.) P.W.Ball і *Goldbachia laevigata* DC. такі волоски розвинені тільки по краю листків. У *Cakile monosperma* Lange та *C. baltica* (Jord. ex Rouy et Fouc.) Pobed. (відсутні в Україні) вони є лише на молодих квіткових бруньках (Pobedimova, 1953). Решта органів рослин цих видів голі. Дуже зрідка спостерігаються прості волоски у видів *Noccaea*. Вони можуть формуватися в *N. dacicum* (Heuff.) F.K. Mey. (відсутній в Україні) тільки на стеблах, а в *N. sarmatica* F.K.Mey. – на листках (папіли).

Екологічний діапазон видів, що мають облігатне або факультативне опушення із простих трихом, включає річкові або морські береги, луки, узлісся, лісові галявини, а також гірські скелі, осипища та відслонення. До складу лісових, прибережних та лучних біотопів входять види з родів *Lunaria* L., *Dentaria* L. (*Cardamine* s.l.), *Alliaria* Heist. ex Fabr., *Rorippa* тощо. Є також рослини степів, гір і оголень,

наприклад, види *Crambe*, *Isatis* L., *Sisymbrium*, *Iberis saxatilis* L., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Teesdalia coronopifolia* (J.P.Bergeret) Thell. тощо. Частина видів, наприклад *Rapistrum rugosum* (L.) All., *Raphanus raphanistrum* L., *Sinapis arvensis* L. та ін., входять до складу антропогенно трансформованих біотопів. Дещо більше десяти видів (*Iberis amara* L., *I. umbellata* L., *I. pinnata* L., *Lunaria annua* L., *Eruca sativa* Mill., *Sinapis alba* L., *Raphanus sativus* L. та ін.) в Україні відомі в культурі й можуть дичавіти. Більшість з них вимоглива до зволоження й толерантна до бідних ґрунтів і засолення субстрату, частина – адаптована до інтенсивної інсоляції. Серед них багато кальцефілів, але є й ацидофіли.

Зірчасті трихоми дуже характерні для видів ірано-туранської за походженням триби Alysseae DC. і для частини видів (рід *Physaria* A.Gray) триби *Physarieae* із представниками здебільшого в Північній Америці (Oran, 1996; Fuentes-Soriano and Al-Shehbaz, 2013). У флорі України зірчасті трихоми спостерігаються в 23 видів п'яти родів (Рисунок 2). З них два, *Alyssum* та *Odontarrhena* C.A.Mey., багатовидові, а *Clypeola* L., *Berteroa* DC. і *Meniocus* Desv. – представлені одним видом кожний. Зірчасте опушення щільне, внаслідок чого рослини мають сіро-зелений колір. Окремі види або їхні групи розрізняються за діаметром волосків, характером галуження, товщиною і довжиною променів, формою центральної частини волоска, наявністю та ступенем розвитку інкрустації, а також щільністю опушення квітконіжок. Для *Odontarrhena borzaeana* (Nyár.) D.A.German характерне дуже щільне опушення листків і квітконіжок (Рисунок 3). Подібні волоски на листках і дуже розсіяно опушені квітконіжки

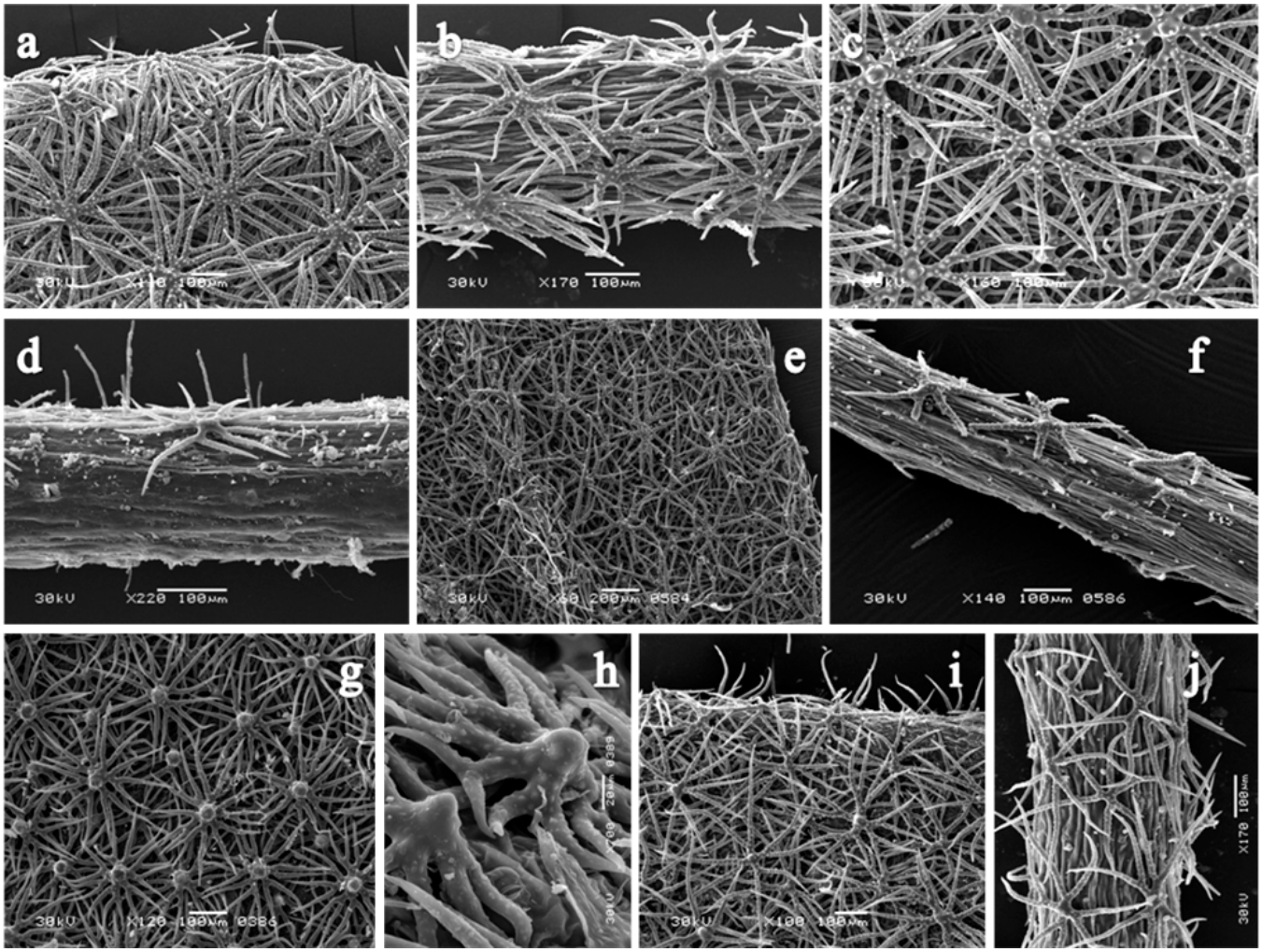


Рисунок 3 Трихоми листків і квітконіжок видів роду *Odontarrhena* C.A.Mey.:
a, b – *O. borzaeana* (Nyár.) D.A.German; c, d – *O. savranica* (Andrz. ex Besser) D.A.German; e, f – *O. muralis* (Waldst. & Kit.) Endl.; g, h – *O. gymnopoda* (P.A.Smirn.) D.A.German; i, j – *O. subalpina* (M.Bieb.) D.A.German; b, d, f, j – квітконіжка

Figure 3 Trichomes of leaves and peduncles of *Odontarrhena* C.A.Mey. genus species:
a, b – *O. borzaeana* (Nyár.) D.A.German; c, d – *O. savranica* (Andrz. ex Besser) D.A.German; e, f – *O. muralis* (Waldst. & Kit.) Endl.; g, h – *O. gymnopoda* (P.A.Smirn.) D.A.German; i, j – *O. subalpina* (M.Bieb.) D.A.German; b, d, f, j – peduncle

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

мають *O. savranica* (Andrz.) D.A.German та *O. muralis* (Waldst. & Kit.) Endl. У *O. gymnopoda* (P.A.Smirn.) D.A.German спостерігаються 15–20 променеві трихоми з дуже опуклою центральною частиною, а в *O. subalpina* (M. Bieb.) D.A.German опушення листків густе, а квітконіжок – розсіяне (Рисунок 3).

У роді *Alyssum*, поряд із симетричними, спостерігаються асиметричні зірчасті трихоми. Вони часто позбавлені інкрустації і варіюють за кількістю та ступенем редукції променів (Рисунки 4–6). На листках і плодоніжках *A. trichostachyum* Rupr., *A. umbellatum* Desv. і *A. parviflorum* M.Bieb., наприклад, асиметричні зірчасті волоски особливо численні, а в *A. rostratum* Steven та *A. calycocarpum* Rupr. – дуже рідкісні. Інші види роду також різняться між собою за структурою трихом (Рисунки 4–6). Виразна своєрідність зірчастих трихом – досить довгі первинні промені і чотири-п'ятипроменеві волоски на квітконіжках, властива рослинам *Meniocus linifolius* (Willd.) DC. *Berteroa incana* (L.) DC. має розсіяне зірчасте опушення, що складається із симетричних і асиметричних трихом. Останні крупніші й особливо характерні для плодоніжок (Рисунок 7). Для *Clypeola jonthlaspi* L. характерні зірчасті (інкрустовані та ні) і асиметричні зірчасті трихоми із розширеною основою і дуже довгими двома та короткими кількома променями (Рисунок 7).

Екологічний спектр хрестоцвітих (триба Alysseae), опушених зірчастими трихомами, відображає їхнє походження – середземноморсько-ірано-туранське. Рослини цієї групи історично

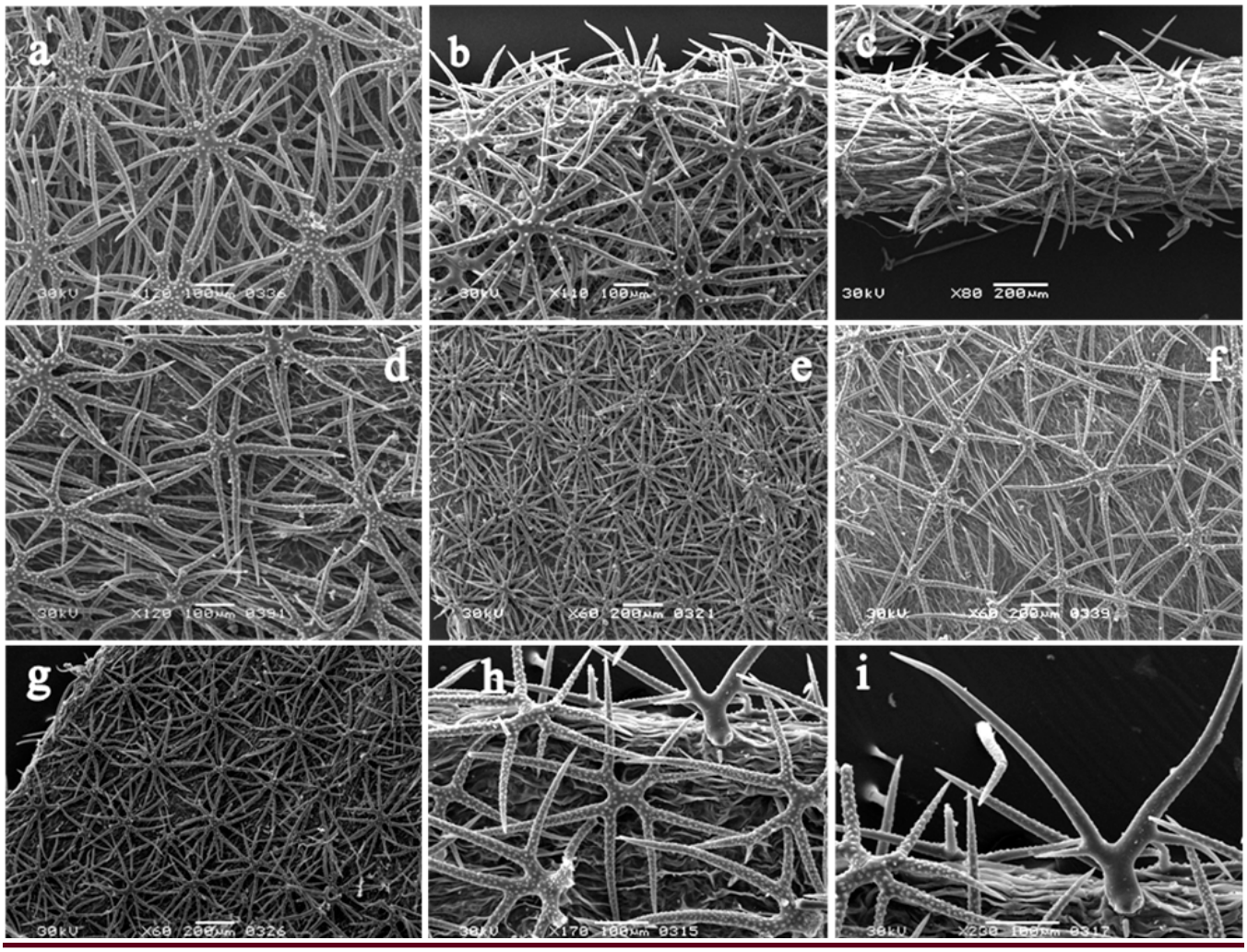


Рисунок 4 Трихоми листків і квітконіжок видів триби Alysseae DC. (*Alyssum* L.):
a – *A. alyssoides* L.; b, c – *A. calycocarpum* Rupr.; d – *A. desertorum* Stapf; e – *A. gmelinii* Jord. et Fourr.; f – *A. hirsutum* M.Bieb.; g – *A. iljinskajae* V.I.Dorof.; h, i – *A. minutum* Schlecht. ex DC.; c, h, i – квітконіжка

Figure 4 Trichomes of leaves and peduncles of Alysseae DC. tribe species (*Alyssum* L.):
a – *A. alyssoides* L.; b, c – *A. calycocarpum* Rupr.; d – *A. desertorum* Stapf; e – *A. gmelinii* Jord. et Fourr.; f – *A. hirsutum* M.Bieb.; g – *A. iljinskajae* V.I.Dorof.; h, i – *A. minutum* Schlecht. ex DC.; c, h, i – peduncle

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

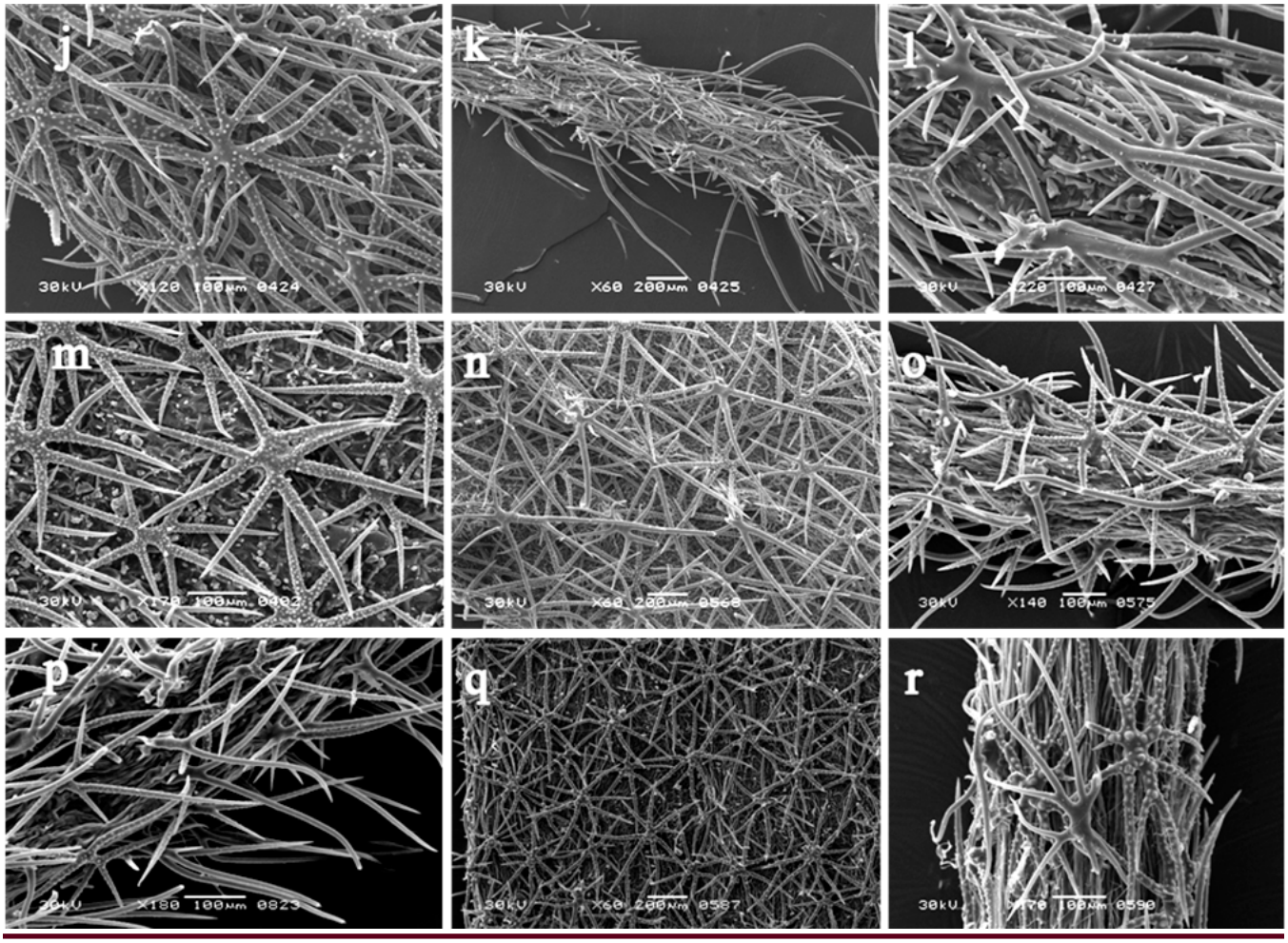


Рисунок 5 Трихоми листків і квітконіжок видів роду *Alyssum* L.:
j, k, l – *A. lenense* Adams; m – *A. smyrnaeum* C.A.Mey.; n, o, p – *A. parviflorum* M.Bieb.; q, r – *A. rostratum* Steven; k, l, o, p, r – квітконіжка

Figure 5 Trichomes of leaves and peduncles of *Alyssum* L. species:
j, k, l – *A. lenense* Adams; m – *A. smyrnaeum* C.A.Mey.; n, o, p – *A. parviflorum* M.Bieb.; q, r – *A. rostratum* Steven; k, l, o, p, r – peduncle

адаптовані до гідротермального стресу, обумовленому спекотним та сухим літом і холодною та вологою зимою й толерантні до бідного субстрату. Такі особливості характерні для клімату Середземноморської та Ірано-Туранської флористичних областей (Takhtajyan, 1978; Rotondi et al., 2003). На території України вони приурочені до височин, осипищ і оголень, в тому числі крейдяних, кам'янистих гірських схилів різних висот, вапняків, гранітів (зрідка), піщаників та пісків. Усі біотопи, до складу яких входять види із зірчастим опушенням, об'єднує ще дві особливості – наявність інтенсивної інсоляції та бідність субстрату. Формування густого опушення на рослинах є адаптацією до екстремальних умов існування, в тому числі до інтенсивної сонячної радіації. Виразна здатність існувати в суворих умовах довкілля дозволяє багатьом з них, особливо однорічникам, активно освоювати антропогенно трансформовані екотопи.

Дендроїдні трихоми у флорі України характерні для трьох видів двох родів: *Aurinia* Desv. (Alysseae) і *Schivereckia* Andrz. ex DC. (Arabideae DC.) (Рисунки 7, 8).

Aurinia saxatilis (L.) Desv. на території України характерний для гранітних, сланцевих і вапнякових відслонень та пісковиків. Крім того, рослини цього виду часто вирощують як декоративні, вони можуть дичавіти з культури. Обидва види *Schivereckia* стенотопні: *S. podolica* (Besser) Andrz. ex DC. росте здебільшого на берегових виходах вапняків басейну р. Дністер, а *S. mutabilis* (M.I.Alex.) M.I.Alex. – на крейдяних відслоненнях басейну р. С. Донець. Зауважимо, що таксономічний статус *Schivereckia*, в цілому, і другого виду, зокрема,

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

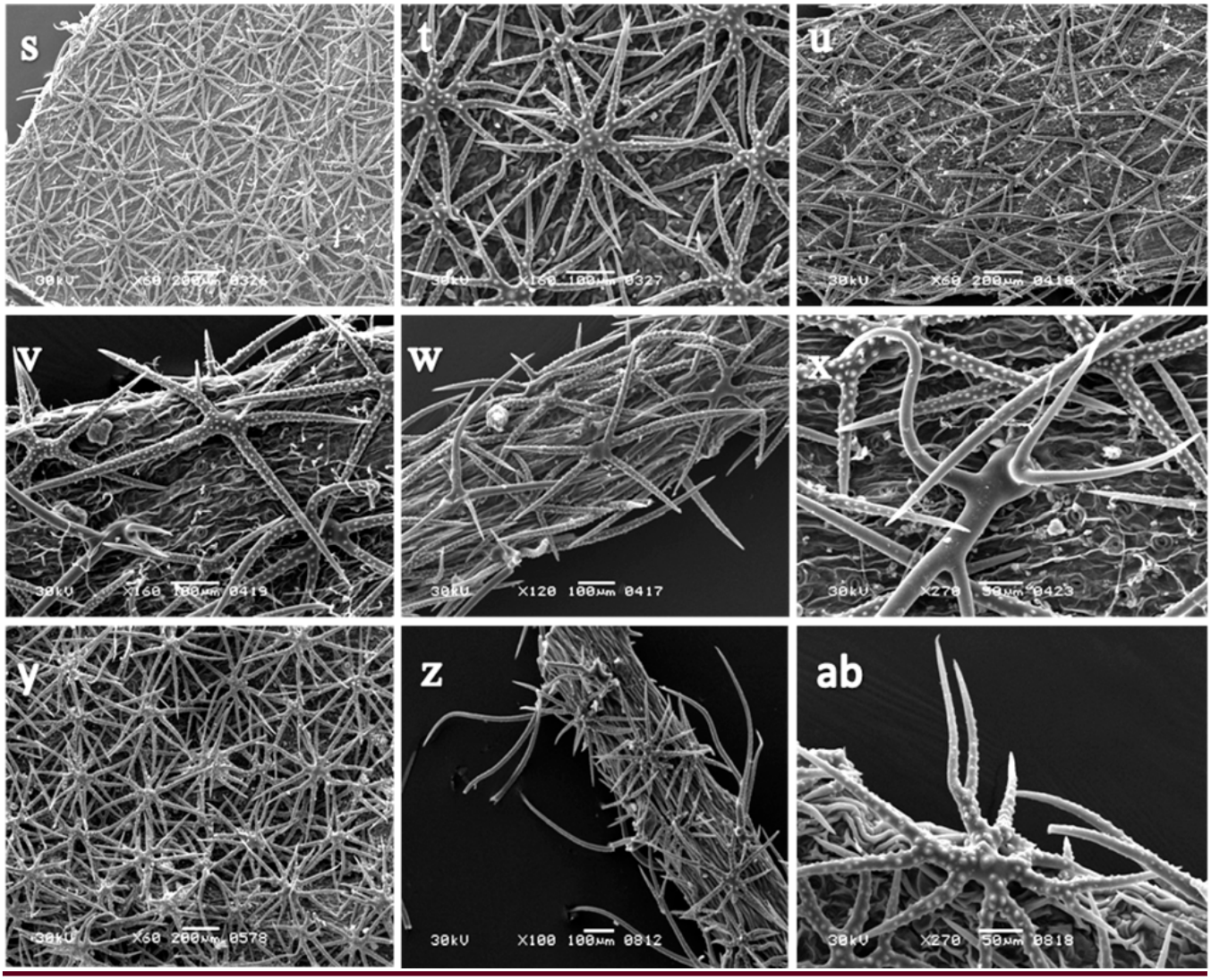


Рисунок 6 Опушення листків і квітконіжок видів *Alyssum* L.:
s, t – *A. kotovii* A.P.Iljinsk.; u, v, w, x – *A. umbellatum* Desv.; y, z, ab – *A. trichostachyum* Rupr.; w, x, z, ab – квітконіжка

Figure 6 Pubescence of leaves and peduncles of *Alyssum* L. species:
s, t – *A. kotovii* A.P.Iljinsk.; u, v, w, x – *A. umbellatum* Desv.; y, z, ab – *A. trichostachyum* Rupr.; w, x, z, ab – peduncle

остаточно ще не визначені (Jordon-Thaden et al., 2013). Види розрізняються за характером опушення та структурою трихом. Рослини *S. podolica* мають досить розсіяне опушення, яке складається із дендроїдних волосків із довгими ніжками. Опушення *S. mutabilis* значно щільніше, сформоване двома шарами волосків із ніжками різної довжини (Рисунок 8).

Мальпігієві трихоми властиві 23 видам трьох родів – *Lobularia* Desv., *Erysimum* та *Syrenia* Andrz. ex DC. (Рисунок 2). У *Lobularia maritima* (L.) Desv.) такі волоски двопроменеві (Рисунок 9). Рослини цього виду широко культивують, в тому числі в Україні, де вони можуть давати самосів і на півдні формувати спонтанні популяції, але на півночі страждають від морозів. Мальпігієві трихоми з двома, декількома або багатьма променями спостерігаються у видів *Erysimum* s. str. У багатьох із них вони формуються майже на всіх органах рослини в неоднакових комбінаціях і пропорціях, що здавна використовують в систематиці роду на різних рівнях таксономічної ієрархії. Тільки двопроменеві мальпігієві волоски характерні для *E. diffusum* Ehrh. Такі ж трихоми спостерігаються на стеблах *E. ucranicum* J. Gay та *E. krynkense* Lavrenko, а на їхніх листках є домішка трипроменевих волосків. Двопроменеві мальпігієві трихоми із домішкою трипроменевих характерні для *Erysimum* × *cheiri* (L.) Crantz (= *Cheiranthus cheiri* L.). Рослини цього виду широко відомі, в тому числі в Україні, як декоративні; вони можуть дичавіти з культури (наприклад, в Криму). Природний ареал *Erysimum* × *cheiri* включає Балкани

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

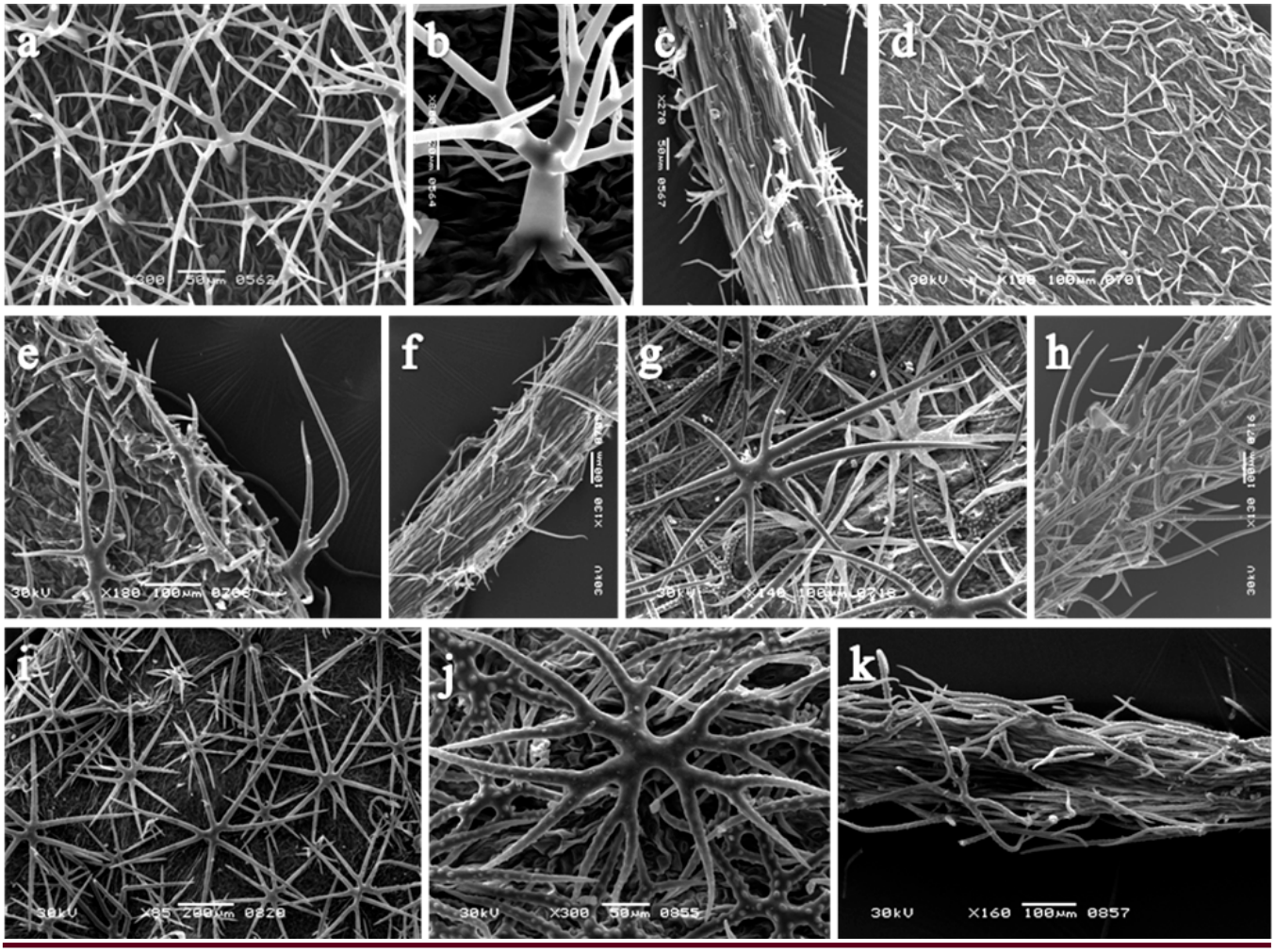


Рисунок 7 Трихоми листків і квітконіжок видів триби Alysseae DC.:
a, b, c – *Aurinia saxatilis* Desv.; d, e, f – *Berteroa incana* (L.) DC.; g, h – *Clypeola jonthlaspi* L.; i – *Fibigia clypeata* (L.) Medik.; j, k – *Meniocus linifolius* DC.; c, f, h, k – квітконіжка

Figure 7 Trichomes of leaves and peduncles of Alysseae DC. tribe species:
a, b, c – *Aurinia saxatilis* Desv.; d, e, f – *Berteroa incana* (L.) DC.; g, h – *Clypeola jonthlaspi* L.; i – *Fibigia clypeata* (L.) Medic.; j, k – *Meniocus linifolius* DC.; c, f, h, k – peduncle

і острови Егейського моря (Kotov, 1953; POWO, 2021b). На листках *E. leptostylum* DC. переважають чотири- і п'ятипроменеві трихоми, а інші форми складають домішку. Трипроменеві волоски з домішкою двопроменевих утворюють більшість на рослинах *E. witmannii* Zaw. (Gostin, 2009), а чотири- і п'ятипроменеві – спостерігаються дуже зрідка. Види *Syrenia* (часто включають в *Erysimum*) відрізняються від усіх видів *Erysimum* s. str. формуванням на плодах упоперек орієнтованих двопроменевих мальпігієвих волосків. Тоді як в роді *Erysimum* s. str. двопроменеві мальпігієві трихоми орієнтовані паралельно до довжини плоду. Для *Syrenia dolichostylos* Klokov та *S. ucrainica* Klokov характерні лише двопроменеві мальпігієві трихоми, тоді як на рослинах *S. talijevii* Klokov спостерігається домішка трироздільних волосків.

Екологічний діапазон досліджених видів *Erysimum*, як і роду в цілому, дуже широкий. На території України дев'ять видів із 19 поширені в дуже різноманітних екологічних умовах: від гумідних (лісових галявин, луків, річкових берегів) до аридизованих або аридних (степів, вапнякових, гіпсових, крейдяних, гранітних і піщаних оголень, піщаних та супіщаних напівпустель), а також входять до складу антропогенно змінених біотопів. Два з них, *E. ucranicum* і *E. krynkense*, – ендеміки крейдяних оголень. Три – *E. hungaricum* Zapał., *E. witmannii* і *E. froehneri* Polatschek, – монтанні рослини Карпат і Криму. Найбільш мезофільними є *E. aureum* M.Bieb. і *E. virgatum* Roth. Вони поширені в широколистяних лісах, на лісових галявинах, у чагарниках та на берегах водойм. Поширення *E. leucanthemum* (Stephan ex Willd.) B.Fedtsch. на території України обмежено

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

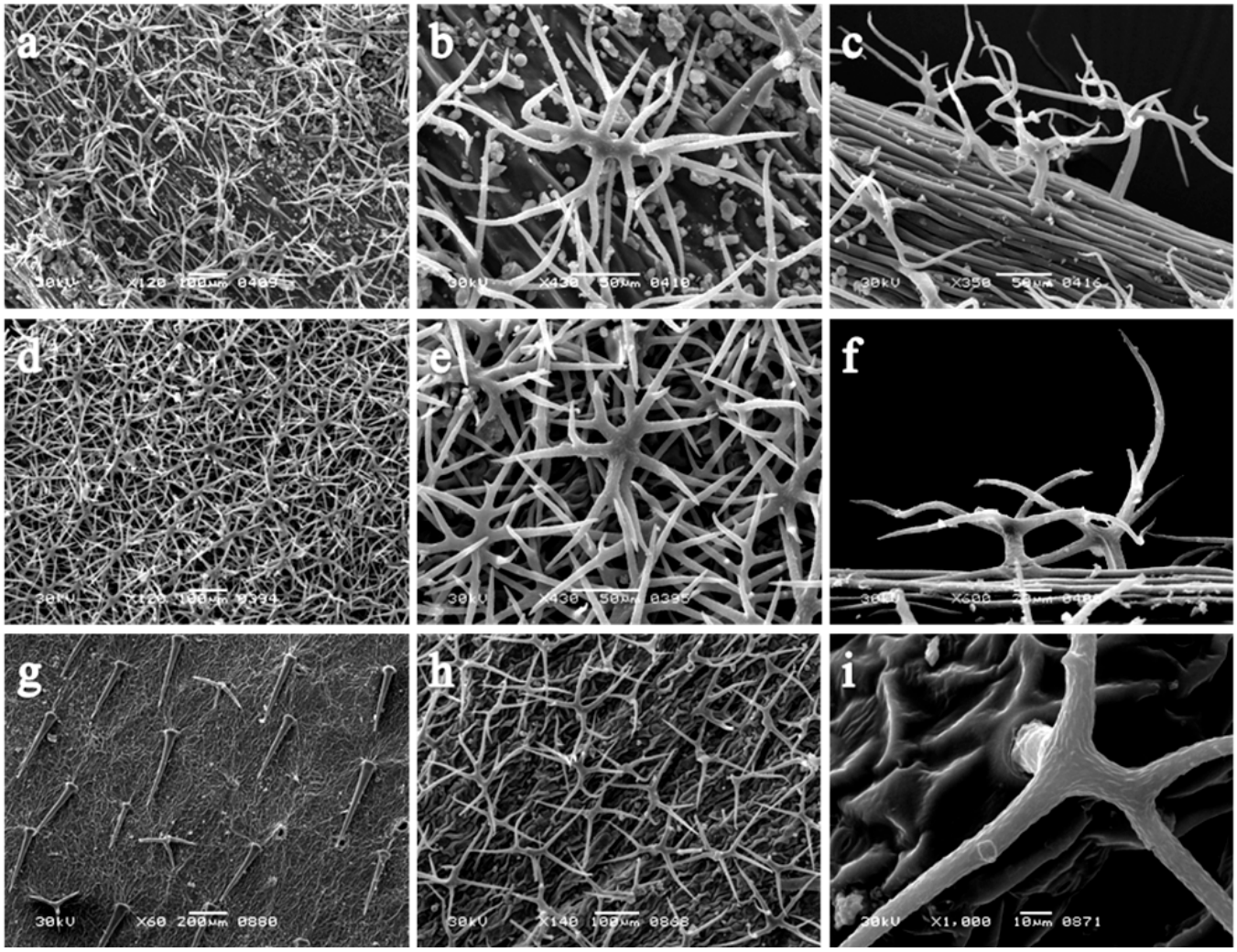


Рисунок 8 Трихоми листків і квітконіжок видів триб Arabideae DC. (*Schivereckia* Andrz. ex DC.: a, b, c – *S. podolica* (Besser) Andrz. ex DC.; d, e, f – *S. mutabilis* (M.I.Alex.) M.I.Alex.) та Camelineae DC. (g – *Catolobus pendulus* (L.) Al-Shehbaz; h, i – *Pseudoarabidopsis toxophylla* (M.Bieb.) Al-Shehbaz, O'Kane et R.A.Price); c, f – квітконіжки

Figure 8 Trichomes of leaves and peduncles of Arabideae DC. tribe species. (*Schivereckia* Andrz. ex DC.: a, b, c – *S. podolica* (Besser) Andrz. ex DC.; d, e, f – *S. mutabilis* (M.I.Alex.) M.I.Alex.) and Camelineae DC. (g – *Catolobus pendulus* (L.) Al-Shehbaz; h, i – *Pseudoarabidopsis toxophylla* (M.Bieb.) Al-Shehbaz, O'Kane et R.A.Price); c, f – peduncles

глинистими, кам'янистими і солонцюватими місцями в полинових степах. Тут проходить західна межа природного ареалу цього виду. Останній простягається від України до Північно-Західного Китаю (POWO, 2021c). Види роду *Syrenia* характерні для степових і північних пустельних регіонів від Угорщини (на заході) до Монголії (на сході) і до Дагестану (на півдні) (Kotov, 1953). На території України вони приурочені до пісків (річкових та морських) і оголень крейди (*S. talijevii*). Більшості вивчених видів з опушенням із мальпігієвих трихом характерний однаковий або дуже схожий комплекс адаптивних властивостей. Вони існують, як правило, в складі біотопів з розрідженою або майже відсутньою рослинністю, як і чимала частина хрестоцвітих (Ilyinska et al., 2007; Dorofeev, 2012; Polatschek, 2010–2012, 2013a,b; Turis, 2019). Багато з них пристосовані до інтенсивної інсоляції, бідного субстрату, недостатнього зволоження, а також до особливого теплового режиму в гірських та в напівпустельних регіонах з різкими перепадами добової температури. Чіткої кореляції між якісним складом мальпігієвих трихом і екологічними особливостями видів не спостерігається. Разом з тим виразно проявляється загальновідома закономірність: щільність опушення рослин зростає зі збільшенням ступеня аридності біотопів. Звертає на себе увагу і той факт, що у флорі України тільки *Erysimum* × *cheiri*, *E. froehneri* та *E. ucranicum* є багаторічниками. Решта – це монокарпіки (дворічники або однорічники).

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

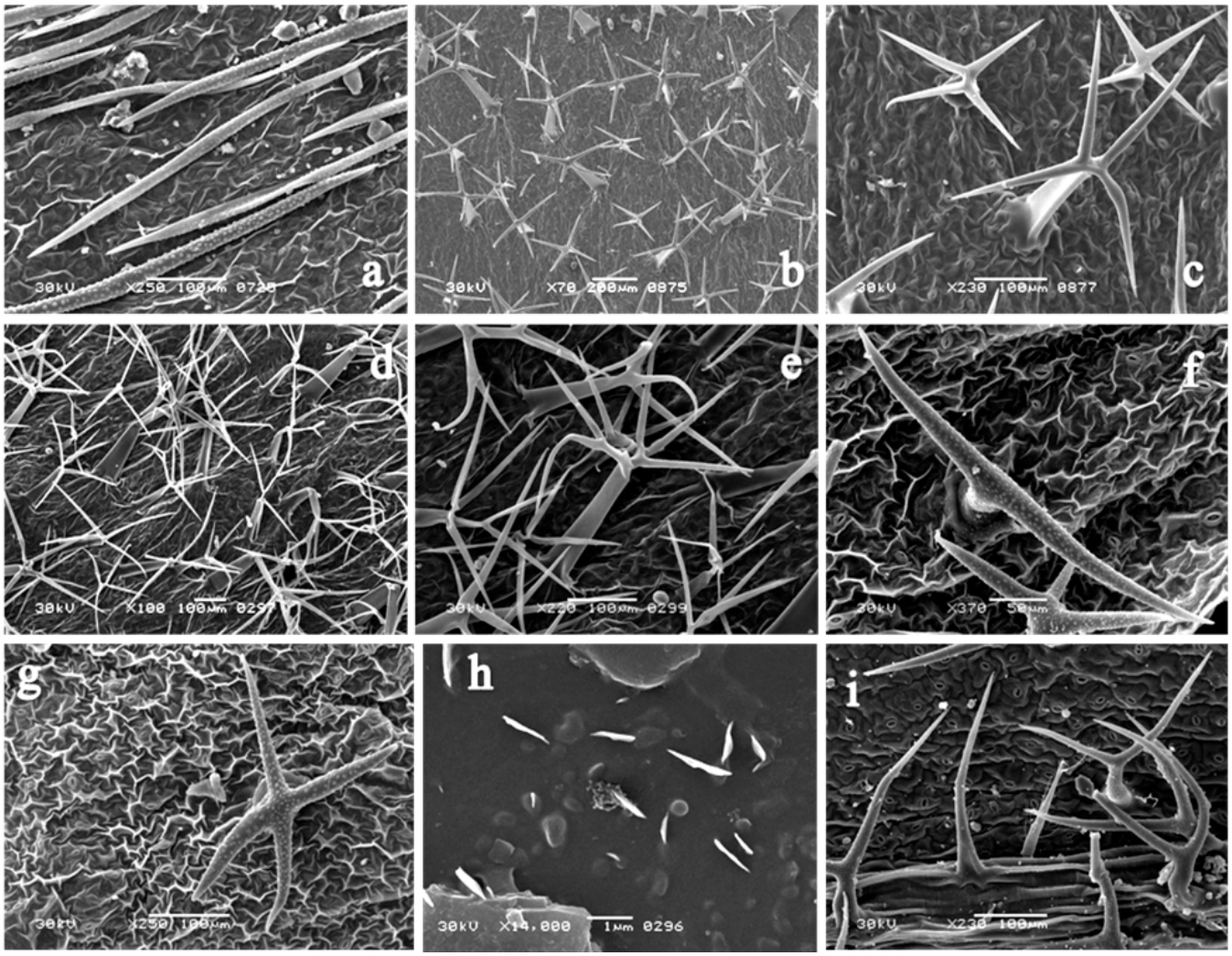


Рисунок 9 Трихоми листків видів триб Anastaticeae DC.:
a – *Lobularia maritima* (L.) Desv.) та Arabideae DC.; b, c – *Arabis alpina* L.; d, e – *A. caucasica* Willd.; f, g, h – *A. gerardii* Besser; i – *A. hirsuta* (L.) Scop.; h – епікутикулярний пластинчатий віск

Figure 9 Trichomes of leaves of Anastaticeae DC. tribe species:
a – *Lobularia maritima* (L.) Desv.) and Arabideae DC.;
b, c – *Arabis alpina* L.; d, e – *A. caucasica* Willd.; f, g, h – *A. gerardii* Besser; and – *A. hirsuta* (L.) Scop.; h – epicuticular lamellar wax

Фуркатні трихоми за літературними даними характерні для нещодавно знайденого в Криму *Olimarabidopsis pumila* (Stephan) Al-Shehbaz, O'Kane et Price (Fateryga et al., 2019). Abdel (2005) наводить для цього виду два типи волосків: trifixed і Y-shaped. Beilstein et al. (2008) такі трихоми відносять до типу «dendritic». Відповідно до нашої класифікації, вони відповідають фуркатним волоскам із двома, трьома чи чотирма променями. У класичних флористичних роботах для цього виду вказували короткі розгалужені трихоми (Bush, 1939; Kotov, 1979). Вид характерний здебільшого для солонцевих та солончакових біотопів.

Гетероморфне опушення Brassicaceae флори України формується двома або декількома типами покривних трихом (Рисунок 2). До його складу можуть входити залозисті волоски або залозки.

Гетероморфне опушення без залозистих структур характерно для 45 видів Brassicaceae флори України.

Комбінація простих і фуркатних трихом спостерігається в найбільшого числа видів (44) (Рисунки 9–11). Вони входять до складу 17 родів декількох триб: Arabideae DC. (*Arabis* L., *Aubrieta* Adans., *Draba*, *Drabella* (DC.) Fourr., *Erophila* DC., *Pseudoturritis* Al-Shehbaz), Camelineae DC. (*Capsella*, *Pseudoarabidopsis* Al-Shehbaz, O'Kane et R.A.Price, *Arabidopsis* (DC.) Heynh., Catolobus (C.A.Mey.) Al-Shehbaz, Neslia Desv.), Euclidieae DC. (*Euclidium* W.T.Aiton, *Neotorularia* Hedge

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

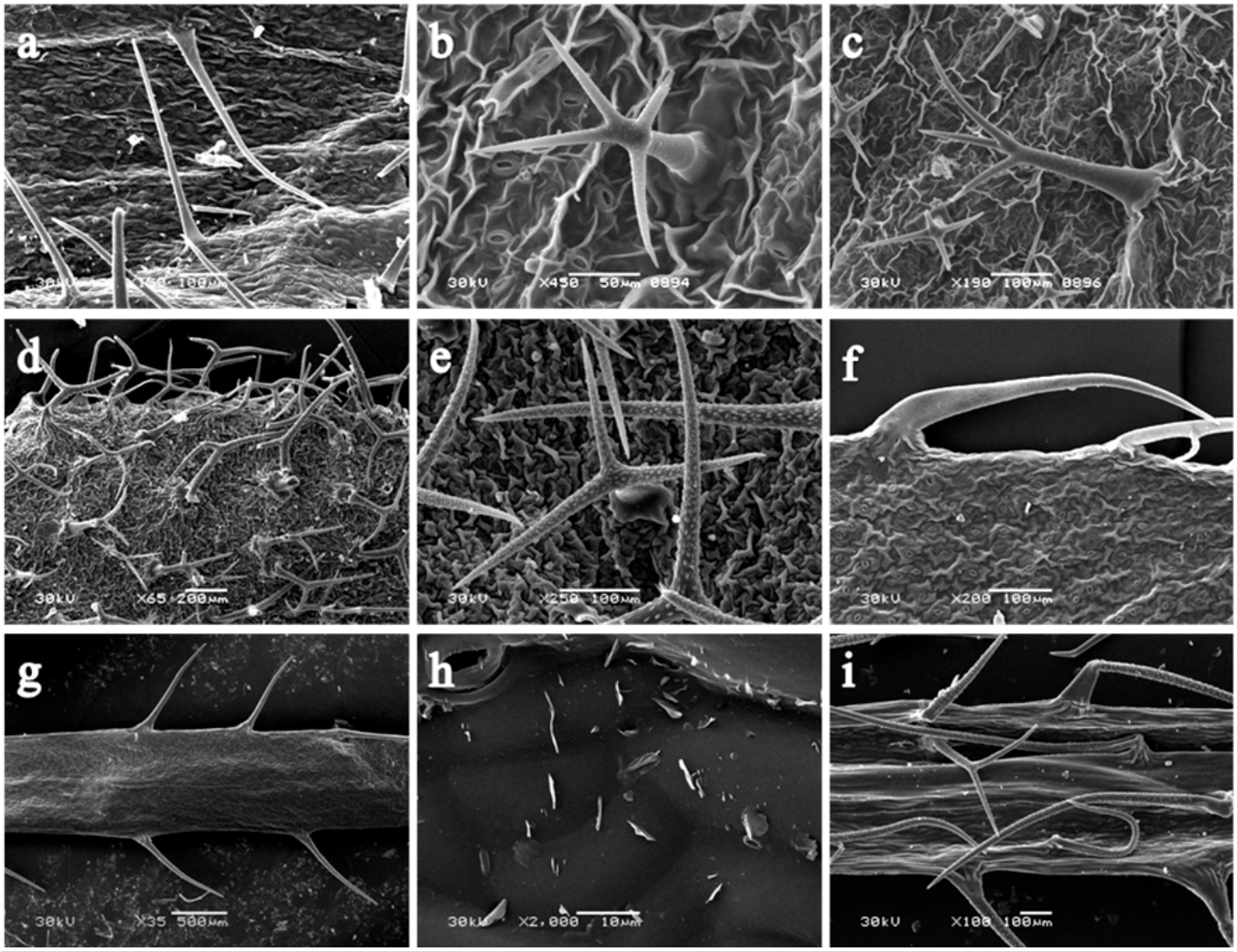


Рисунок 10 Трихоми листків видів триби Arabideae DC.:
a – *Arabis hornungiana* Schur; b, c – *A. recta* Vill.; d, e – *A. sagittata* (Bertol.) DC.; f – *A. sudetica* Tausch; g, h – *Draba aizoides* L.; i – *D. cuspidata* M.Bieb.; h – епікутикулярний пластинчатий віск

Figure 10 Trichomes of leaves of Arabideae DC. tribe species:
a – *Arabis hornungiana* Schur; b, c – *A. recta* Vill.; d, e – *A. sagittata* (Bertol.) DC.; f – *A. sudetica* Tausch; g, h – *Draba aizoides* L.; i – *D. cuspidata* M.Bieb.; h – epicuticular lamellar wax

et J.Léonard, *Strigosella* Boiss.), Descurainieae Al-Shehbaz, Beilstein et E.A.Kellogg (*Hornungia* Rchb., *Descurainia*) та Turritideae Buchenau (*Turritis* L.). У одних видів обидва типи трихом розвинені майже однаково, наприклад у *Pseudoturritis turrita* (L.) Al-Shebaz (Lang, 2020), в інших – зокрема в родах *Pseudoarabidopsis*, а також *Capsella* та *Descurainia* (Ilyinska and Shevera, 2003b) домінують фуркатні трихоми, особливо багатопроменеві, які часто називають зірчастими або дендроїдними. Прості волоски спостерігаються як домішка: у *P. toxophylla* – по краю і знизу по жилці листків (Ilyinska et al., 2007), а в *D. sophia* (L.) Webb ex Prantl – здебільшого на стеблах. Заважимо, що іншим видам роду *Descurainia* (немає в Україні) властиве щільне опушення. Крім того, деяким (*D. incisa* (Engelm.) Britton, *D. longepedicellata* (E.Fourn.) O.E.Schulz, *D. sophioides* (Fisch. ex Hook.) O.E.Schulz), характерні залозисті папіли (Al-Shehbaz, 2010). Фуркатні трихоми можуть спостерігатися дуже зрідка або зовсім зникати, наприклад у гірського *Arabis hornungiana* Schur (Рисунок 10) і нещодавно описаного нового виду *Camelina neglecta* J.R.Brock, Mandáková, Lysak et Al-Shehbaz (Brock et al., 2019). Кількісне співвідношення простих і фуркатних трихом, їхня топографія на рослині, в цілому, і на листках, зокрема, щільність опушения, форма і розмір трихом, число і орієнтація променів, товщина клітинної стінки, а також характер інкрустації поверхні у видів роду *Arabis* дуже варіюють (Рисунки 9, 10), що використовують для діагностики видів. Дуже своєрідні чотирипроменеві фуркатні волоски на

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

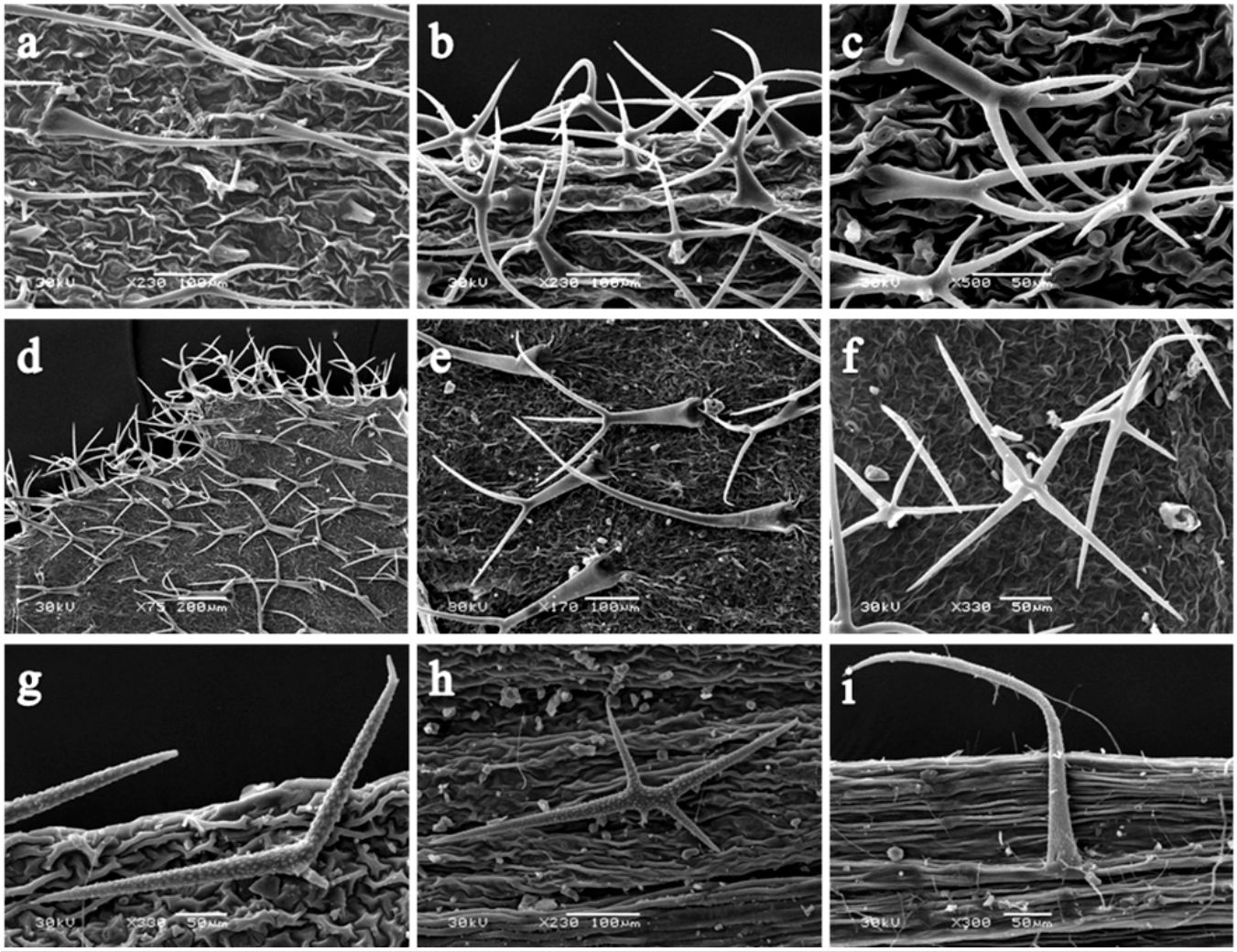


Рисунок 11 Трихоми видів *Draba* L.:
a, b, c – *D. carinthiaca* Hoppe; d, e, f – *D. nemorosa* L.; g, h, i – *D. sibirica* (Pall.) Thell.; i – генеративне стебло, інші – листки

Figure 11 Trichomes of *Draba* L. species:
a, b, c – *D. carinthiaca* Hoppe; d, e, f – *D. nemorosa* L.; g, h, i – *D. sibirica* (Pall.) Thell.; i – generative stem, others – leaves

довгих ніжках спостерігаються на листках *A. alpina* L. і *A. caucasica* Willd. (Рисунок 9).

Arabis sagittata (Bertol.) DC. відрізняється від інших видів роду наявністю на стеблі довгих простих, а на листках – дво-, три-, а іноді й чотирипроменевих фуркатних волосків (Рисунок 10). Для *Arabis sudetica* Tausch характерні неопушене стебло і прості й двопроменеві фуркатні волоски по краю листків (Рисунок 10). Різні комбінації простих і фуркатних трихом мають види *Draba* (Рисунки 10, 11). По краю листків *D. cuspidata* M.Bieb. формується війчасте опушення з довгих простих волосків з домішкою двопроменевих фуркатних. У *D. aizoides* L. війчасте опушення листків сформоване тільки простими волосками (Рисунок 12). Для листків *D. nemorosa* L. і *D. carinthiaca* Hoppe, характерні прості (нечисленні) та дво-, три- і чотирипроменеві фуркатні трихоми (Рисунок 11). У флорі України незначне гетерогенне опушення та пластинчатий епікутикулярний віск (інколи) мають види роду *Arabidopsis* (Рисунок 12).

Відповідно до екологічної приуроченості, всі види, що мають комбіноване опушення із фуркатних і простих волосків, можна розділити на дві групи. Першу – складають види рівнинних або/і гірських біотопів з достатньою чи навіть підвищеною вологістю й помірною інтенсивністю інсоляції. Це представники триб Arabideae, Turritideae та Camelineae (частково). Їхнє опушение сформоване, як правило, великими й дуже розсіяними трихомами, а на листках формуються іноді пластинчасті кристали воску, наприклад у *Arabis hornungiana*, *Arabidopsis ovirensis* (O'Kane et Al-Shehbaz) A.P.Iljinsk., *Draba aizoides* L. та ін.

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk

ISSN 2585-8246

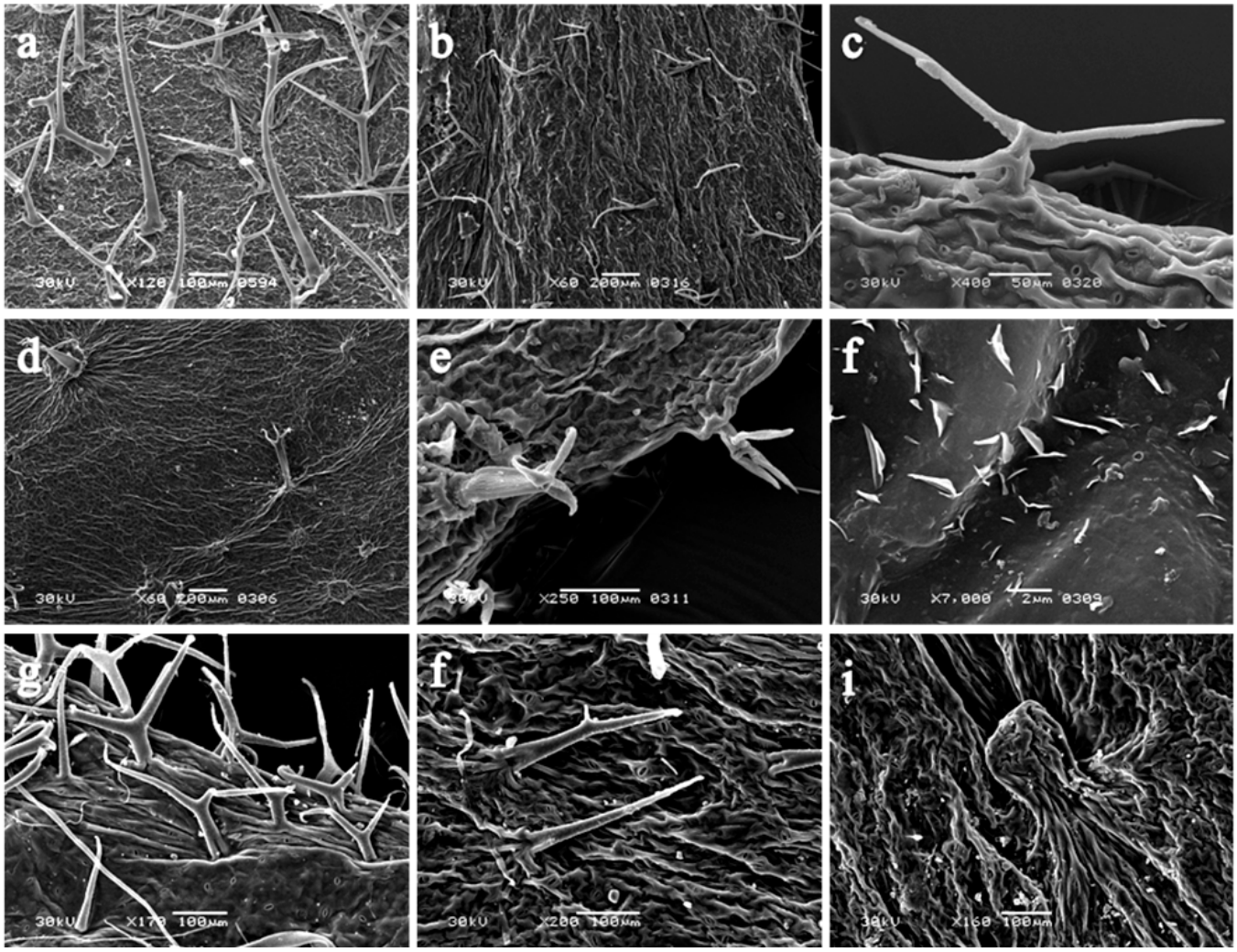


Рисунок 12 Трихоми листків видів *Arabidopsis* Heynh. (Camelineae DC.) та *Bunias* (Buniadeae DC.):
a – *Arabidopsis arenosa* (L.) Lawalrée; b, c – *A. multijuga* (Borbás) D.A.German; d, e, f – *A. ovirensis* (O'Kane & Al-Shehbaz) A.P.Iljinsk.; g, h, i – *Bunias orientalis* L.; f – епікутикулярний пластинчатий віск; i – багатоклітинна залозка

Figure 12 Trichomes of leaves of *Arabidopsis* Heynh. (Camelineae DC.) and *Bunias* (Buniadeae DC.):
a – *Arabidopsis arenosa* (L.) Lawalrée; b, c – *A. multijuga* (Borbás) D.A.German; d, e, f – *A. ovirensis* (O'Kane & Al-Shehbaz) A.P.Ilyinsk.; g, h, i – *Bunias orientalis* L.; f – epicuticular lamellar wax; i – multicellular gland

(Рисунки 10, 12). Другу групу склали представники триб Euclidieae (*Euclidium*, *Neotorularia* Hedge et J. Léonard, *Strigosella* Boiss.), Alyssopsideae Al-Shehbaz (*Olimarabidopsis pumila* (Stephan) Al-Shehbaz, O'Kane et Price) і Descurainieae Al-Shehbaz, Beilstein et E.A.Kellogg (*Descurainia*, *Hornungia* Rchb.). У флорі України всі види цієї групи – нещільно опушені однорічники. Їм характерні дуже дрібні фуркатні трихоми з розгалуженими променями і дуже короткими або навіть майже нерозвиненими ніжками, на відміну від волосків видів першої групи, внаслідок чого такі волоски часто відносять до дендроїдних чи до зірчастих. Ці види адаптовані до інтенсивної інсоляції й характерні для незадернованих степових схилів, кам'янистих осипищ, пісків, піщаних напівпустель, солонців або солончаків та інших аридних або аридизованих біотопів, в тому числі входять до складу сухих рудералізованих девастованих біотопів. До цієї групи належить *Capsella bursa-pastoris*, що поширений в дуже широкому діапазоні біотопів – від холодних пустельних, тундрових, тайгових, альпійських і субальпійських до спекотних пустельних і сухотропічних гавайських (CABI, 2021a; POWO, 2021a), а також у складі техногенних та інших порушених біотопів, особливо на легких піщаних ґрунтах. Решта видів мають досить локальний ареал, але так само адаптовані до нерегулярного зволоження субстрату, інтенсивного УФ-випромінювання, до ґрунтів різного типу й різного багатства, в тому числі солонцюватих і солончакових (*Pseudoarabidopsis toxophylla* (M.Bieb.) Al-Shehbaz, O'Kane et R.A.Price).

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

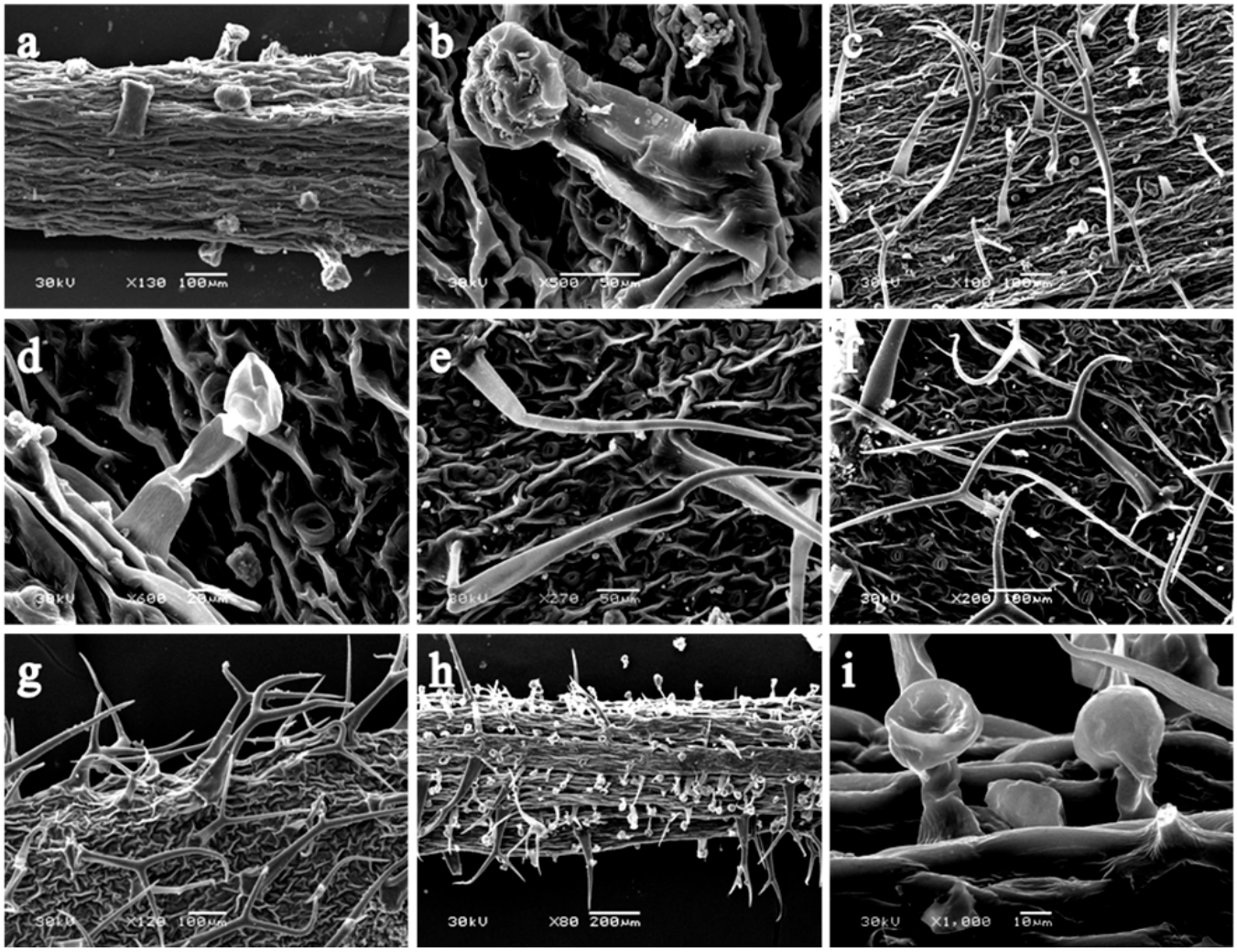


Рисунок 13 Трихоми листків і квітконіжок видів триб Chorisporeae C.A. Mey.:
a, b – *Chorispora tenella* (Pall.) DC.) та Hesperideae Prantl in Engler & Prantl (c, d, e – *Hesperis* tristis L.; f – *H. matronalis* L.; g – *H. pycnotricha* Borbás & Degen; h, i – *H. steveniana* DC.); a, h, i – квітконіжки; b, d, i – залозисті волоски

Figure 13 Trichomes of leaves and peduncles of Chorisporeae C.A.Mey.:
a, b – *Chorispora tenella* (Pall.) DC.) and Hesperideae Prantl in Engler & Prantl tribes species (c, d, e – *Hesperis* tristis L.; f – *H. matronalis* L.; g – *H. pycnotricha* Borbás & Degen; h, i – *H. steveniana* DC.); a, h, i – peduncles; b, d, i – glandular hairs

Комбінація зірчастих і дендроїдних трихом у флорі України спостерігається тільки в *Fibigia clypeata* (триба Alysseae) (Рисунок 7). Три видозміни зірчатих і одна – дендроїдних трихом наводять також для рослин цього виду болгарської флори (Ančev and Goranova, 2006).

Гетероморфне опушення із залозками або залозистими волосками властиве 14 видам п'яти родів п'яти триб: Chorisporeae C.A.Mey. (*Chorispora*), Dontostemoneae Al-Shehbaz et Warwick (*Clausia* Korn.-Trotzky), Hesperideae Prantl in Engler et Prantl (*Hesperis*), Anchonieae DC. (*Matthiola*), Buniadeae DC. (*Bunias*) (Рисунки 12, 13).

Комбінація простих і фуркатних волосків та багатоклітинних сидячих залозок спостерігається лише у видів оліготипного роду *Bunias* L. монотипної триби Buniadeae DC. (Рисунок 12). Середземноморський за походженням *B. erucago* L. у флорі України належить до числа адвентивних рослин, відомих тільки з кількох локалітетів (Kucherevs'kyy, 2004; Ilyinska et al., 2007; Yena and Svirin, 2011). Переднєазійський *B. orientalis* L. належить до числа високоінвазивних видів (відомий із близько 50-ти країн) (CABI, 2021b). Практично на всій території України він входить до складу антропогенно трансформованих, рудералізованних і рекреаційних біотопів (Ilyinska et al., 2007).

Комбінацію простих і залозистих багатоклітинних волосків мають рослини середньоазійського за походженням *Chorispora tenella* DC. (Рисунок 13) і джунгаро-монгольського *Clausia aprica* (Stephan

ex Willd.) Korn.-Trotzky. Перший вид входить до складу солонцюватих і бур'янових біотопів, особливо в Східній Україні. Другий – характерний для вапнякових і крейдяних схилів степів. Через північно-східну частину України, проходить західна межа його ареалу.

Комбінація простих, фуркатних і залозистих багатоклітинних волосків у флорі України властива лише видам роду *Hesperis* (Рисунок 13).

Характер розподілу на рослинах трихом кожного типу і щільність опушення в різних видів варіює. Густі довгі прості й рясні залозисті волоски спостерігаються на плодоніжках *H. sibirica* L., тільки фуркатні й залозисті – має *H. pycnotricha* Borbás et Degen. Для *H. steveniana* DC. характерні прості, фуркатні й рясні, зокрема на плодоніжках, залозисті трихоми. *Hesperis sylvestris* відзначається густим опушенням із коротких простих і залозистих волосків та фуркатних трихом (домішка, вгорі). Квітки, квітконіжки і вісь суцвіття *H. suaveolens* (Andrz.) Besser ex Steud. або розсіяно опушені залозистими і короткими простими волосками, або голі. Розсіяне опушення *H. matronalis* складається із довгих і коротких простих волосків із можливою домішкою фуркатних (вгорі) та залозистих. На рослинах *H. tristis* L. переважають розсіяні прості трихоми із домішкою (вгорі) фуркатних та залозистих (іноді).

У флорі України види *Hesperis* входять до складу лісових, гірських і степових біотопів. Деякі з них, наприклад *H. matronalis*, *H. sibirica* та *H. pycnotricha*, проявляють високу антропотолерантність. Вони розповсюдилися далеко за межі свого природного ареалу (Gudžinskas, 1997; Herloff, 1999; Ebel', 2002; Francis et al., 2009; Costache, 2011; Laz'kov et al., 2011; Dorofeev, 2013; Mandáková et al., 2017; CABI, 2020). На території України ці види віддають перевагу біотопам із більш-менш оптимальним зволоженням. У регіоні сучасного формового різноманіття роду *Hesperis* (Балкани, Кавказ, Ірано-Туранська флористична область) переважають гірські види, зокрема субальпійські та альпійські, що поширені на схилах, скелях, кручах (Cullen, 1965; Takhtajyan, 1978; Duran, 2008; Duran and Çetin, 2016). Щільність опушения рослин цієї групи, як і попередніх, збільшується із посиленням ступеня аридности середовища їхнього існування.

Комбінація простих, фуркатних, зірчастих, дендроїдних і залозистих багатоклітинних волосків у флорі України характерна тільки для чотирьох видів роду *Matthiola* (Anchonieae DC.). У двох багаторічників (*M. odoratissima* (Pall. ex M.Bieb.) W.T.Aiton та *M. fragrans* Bunge) і двох інтродукованих однорічників (*M. incana* (L.) W.T.Aiton та *M. longipetala* (Vent.) DC.) вони формують дуже густе повстисте опушення. В цілому, всі інші види *Matthiola* також мають густе опушення й існують в кам'янистих степах, на скелястих гірських схилах, крейдяних і вапнякових оголеннях. Вони адаптовані до теплового режиму з різкими перепадами добової температури, сильного УФ-випромінювання й толерантні до бідного субстрату та недостатнього вологозабезпечення в Макаронезії, Середземномор'ї, Північно-Східній Африці, на Близькому Сході та в Південно-Західній Азії (Gowler, 1998; Zeraatkar and Assadi, 2018; Kaya et al., 2019).

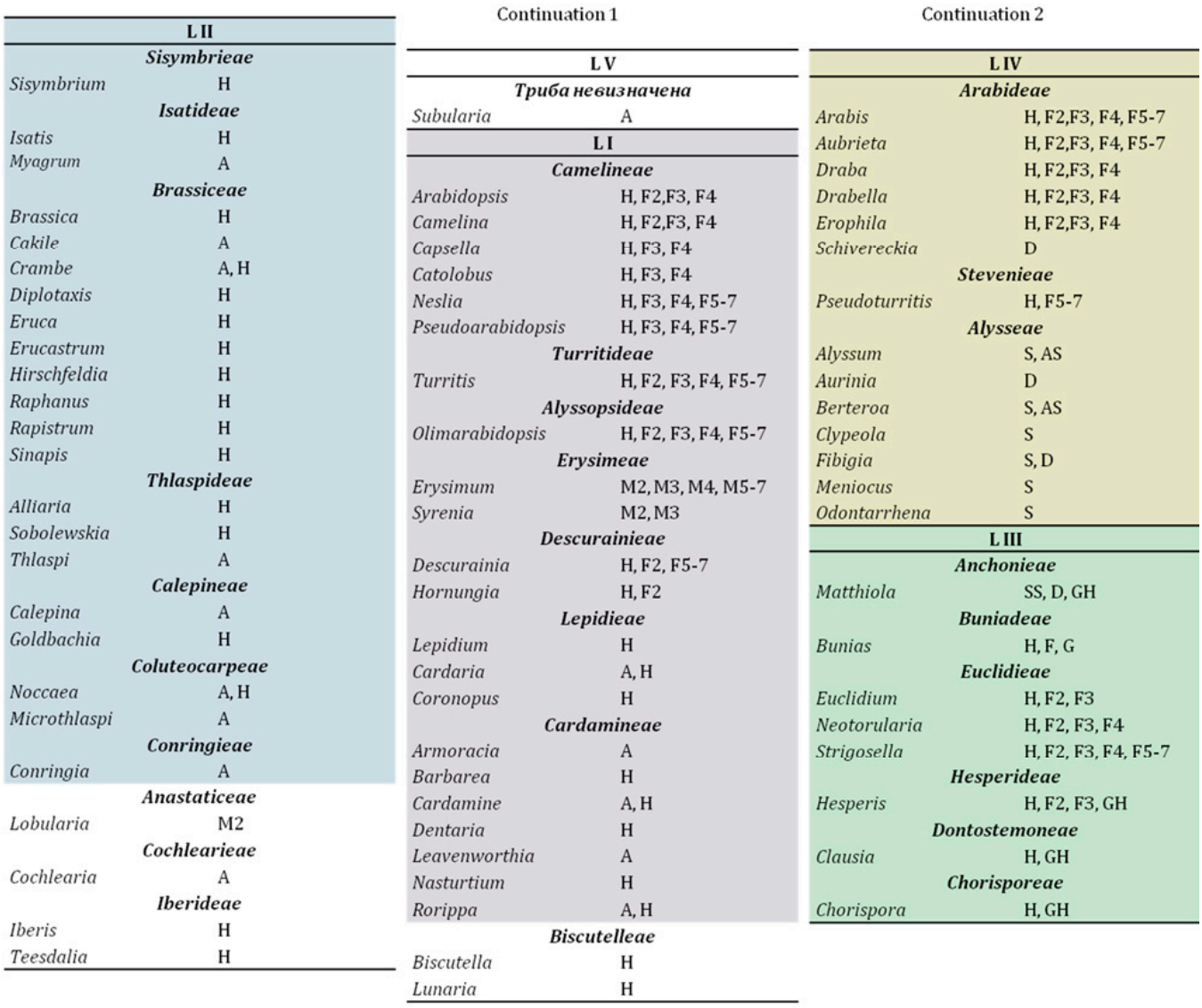
Типи трихом у родах та трибах, які формують еволюційні лінії Brassicaceae (Nikolov et al., 2019), поширені неоднаково (Рисунок 14).

У флорі України тільки прості нерозгалужені волоски властиві рослинам 72 видів тих триб, що включені до складу еволюційної лінії LII (Sisymbrieae, Brassiceae, Thlaspideae, Calepineae, Coluteocarpeae). У видів деяких родів (*Crambe*, *Myagrum*, *Brassica* та інші) волоски можуть бути зовсім відсутні.

Голі рослини характерні для видів роду *Subularia*, що представляє окрему еволюційну лінію LV, а трибова належність цього роду, відповідно до молекулярних даних, ще не визначена.

До складу еволюційної лінії LI у флорі України увійшли 97 видів Brassicaceae із різноманітними типами трихом. У видів чотирьох триб (Camelineae, Turritideae, Alyssopsideae та Descurainieae) формується гетероморфне опушення, що складається із простих і фуркатних трихом. У останніх кількість променів варіює зазвичай від двох до п'яти-семи. Виразна ніжка й наявність на одному й тому ж листку волосків із різним числом променів дає підставу відносити їх до одного й того ж типу. Триба Erysimeae включає види із мальпігієвими волосками. Як і в фуркатних трихомах, кількість променів у них також мінлива. Тільки в окремих видів (наприклад *Erysimum diffusum* Ehrh.) спостерігаються типові мальпігієві трихоми із двома променями. В багатьох інших є більша чи менша домішка волосків із декількома променями, що використовують для діагностики видів (Polatschek, 2010–2012, 2013a,b). У трибах Lepidieae та *Cardamine*ae, опушення представлене простими волосками або відсутнє зовсім. Так само,

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246



L II	
Sisymbrieae	
Sisymbrium	H
Isatideae	
Isatis	H
Myagrum	A
Brassiceae	
Brassica	H
Cakile	A
Crambe	A, H
Diplotaxis	H
Eruca	H
Erucastrum	H
Hirschfeldia	H
Raphanus	H
Rapistrum	H
Sinapis	H
Thlaspideae	
Alliaria	H
Sobolewskia	H
Thlaspi	A
Calepineae	
Calepina	A
Goldbachia	H
Coluteocarpeae	
Noccaea	A, H
Microthlaspi	A
Conringieae	
Conringia	A
Anastaticeae	
Lobularia	M2
Cochlearieae	
Cochlearia	A
Iberideae	
Iberis	H
Teesdalia	H

Continuation 1

L V	
Триба невизначена	
Subularia	A
L I	
Camelineae	
Arabidopsis	H, F2,F3, F4
Camelina	H, F2,F3, F4
Capsella	H, F3, F4
Catolobus	H, F3, F4
Neslia	H, F3, F4, F5-7
Pseudoarabidopsis	H, F3, F4, F5-7
Turritideae	
Turritis	H, F2, F3, F4, F5-7
Alyssopsideae	
Olimarabidopsis	H, F2, F3, F4, F5-7
Erysimeae	
Erysimum	M2, M3, M4, M5-7
Syrenia	M2, M3
Descurainieae	
Descurainia	H, F2, F5-7
Hornungia	H, F2
Lepidieae	
Lepidium	H
Cardaria	A, H
Coronopus	H
Cardamineae	
Armoracia	A
Barbarea	H
Cardamine	A, H
Dentaria	H
Leavenworthia	A
Nasturtium	H
Rorippa	A, H
Biscutelleae	
Biscutella	H
Lunaria	H

Continuation 2

L IV	
Arabideae	
Arabis	H, F2,F3, F4, F5-7
Aubrieta	H, F2,F3, F4, F5-7
Draba	H, F2,F3, F4
Drabella	H, F2,F3, F4
Erophila	H, F2,F3, F4
Schivereckia	D
Stevenieae	
Pseudoturritis	H, F5-7
Alysseae	
Alyssum	S, AS
Aurinia	D
Berteroa	S, AS
Clypeola	S
Fibigia	S, D
Meniocus	S
Odontarrhena	S
L III	
Anchonieae	
Matthiola	SS, D, GH
Buniadeae	
Bunias	H, F, G
Euclidieae	
Euclidium	H, F2, F3
Neotorularia	H, F2, F3, F4
Strigosella	H, F2, F3, F4, F5-7
Hesperideae	
Hesperis	H, F2, F3, GH
Dontostemoneae	
Clausia	H, GH
Chorisporeae	
Chorispora	H, GH

Рисунок 14 Різноманітність типів трихом родів Brassicaceae флори України: триби та роди еволюційних ліній (LI, LII, LIII, LIV, LV) і таксони, що не включені до жодної еволюційної лінії (не виділені кольором), розташовані згідно із філогеномним дослідженням Nikolov et al. (2019):
трибова належність роду *Subularia* ще не визначена, згідно із молекулярно-філогенетичними дослідженнями; A – трихоми відсутні; H – прості волоски; F2, F3, F4, F5-7 – фуркатні трихоми з двома, трьома, чотирма або п'ятьма – сімома променями; M2, M3, M4, M5-7 – мальпігієві волоски з двома, трьома, чотирма або п'ятьма – сімома променями; S – зірчасті трихоми сидячі, SA – зірчасті асиметричні, SS – зірчасті на ніжках, D – дендроїдні волоски

Figure 14 Diversity of trichomes types of Brassicaceae genera of the flora of Ukraine: tribes and genera of evolutionary lines (LI, LII, LIII, LIV, LV) and taxa not included in any evolutionary line (not highlighted by color) located according to the phylogenetic study of Nikolov et al. (2019):
Subularia genus is not yet been assigned to tribe, according to molecular phylogenetic studies; A – trichomes are absent; H – simple hairs; F2, F3, F4, F5-7 – forked trichomes with two, three, four or five – seven rays; M2, M3, M4, M5-7 – malpighian hairs with two, three, four or five – seven rays; S – appressed-stellate, SA – asymmetric-stellate, SS – stalked-stellate; D – dendritic hairs

як і в Biscutelleae, яка, відповідно до Nikolov et al. (2019), не була включена до жодної еволюційної лінії Brassicaceae, а пізніше віднесена до LII (Liu et al., 2020).

До еволюційної лінії LIV у флорі України належать 48 видів трьох триб: Arabideae, Stevenieae та Alysseae (Nikolov et al., 2019). Представники перших двох мають гетероморфне опушення, яке складається із простих та фуркатних трихом. На прикладі цих триб легко прослідковується залежність між ступенем розгалуженості трихом і щільністю опушення та екологічними чинниками оселищ видів. В роді *Draba* – одному з найбільших за видовою чисельністю, гірсько-альпійский

D. aizoides, відзначається дуже незначним опушенням із простих волосків по краю листка та епікутикулярними пластинчатими кристалами воску, що має гідрофобні властивості. В інших видів, що наявні у флорі України, опушення добре розвинене і складається із простих та фуркатних трихом із двома, трьома чи чотирма променями. Щільне опушення із дендроїдних волосків мають види *Schivereckia*. В екстремальних біотопах спостерігається збільшення ступеня галузистості фуркатних волосків або щільності опушення також у видів *Arabis*. У гірсько-альпійських *A. alpina* та *A. caucasica* домінують густі чотири- та п'яти-семипроменеві фуркатні волоски, тоді як у мезофільних *A. sagittata*, *A. gerardii* та *A. hirsuta* переважають розсіяні двопроменеві фуркатні трихоми або тільки прості нерозгалужені волоски. До складу інтенсивно інсольованих біотопів Середземномор'я входять густо опушені види *Aubrieta*, один з яких поширюється в Україні як інтродукована рослина (Illinska et al., 2019).

Аналогічна тенденція збільшення галузистості трихом і щільності опушення, спостерігається і в нещодавно описаній трибі Stevenieae (Al-Shehbaz et al., 2011), до якої включили *Pseudoturritis turrita*, що поширений на досліджуваній території. Дуже своєрідні за конструкцією трихоми характерні для *Ptilotrichum canescens* (DC.) C.A.Mey. (= *Stevenia canescens* (DC.) D.A.German = *Alyssum canescens* DC.), що розповсюджений від Південно-Західного Сибіру до Західних Гімалаїв (в Україні відсутній). Їх описували як зірчасті із пірчасто-розгалуженими променями (Bush, 1939) або як дендроїдні (Beilstein et al., 2008). Розвиток ніжки і двох первинних променів вказує на їхню належність до фуркатних трихом із пірчасто-розгалуженими променями. Отже, збільшення розгалуженості трихом є адаптивною реакцією рослин на екстремальні умови існування. Це підтверджує і густе опушення із зірчастих трихом, що властиве більшості видів ірано-туранської за походженням триби Alysseae. Трихоми *Aurinia saxatilis* визначали як зірчасті, але наше дослідження показало, що їх треба кваліфікувати як дендроїдні. Подібні волоски формуються, як домішка до зірчастих, і в *Fibigia clypeata*. Для рослин цього виду із Болгарії вказують зірчасті (сидячі та на ніжці) і дендроїдні трихоми (Ančev and Goranova, 2006). Зауважимо, що різноманітні за характером галуження зірчасті трихоми розвиваються також у видів північноамериканської, здебільшого, триби *Physarieae* (O'Kane, 2010; Fuentes-Soriano and Al-Shehbaz, 2013). Види обох триб подібні за характером екології біотопів, до складу яких вони входять – існують в біотопах кам'янистих відслонень зі слабкорозвиненим рослинним покривом, інтенсивною інсоляцією та бідним субстратом. Отже, можна припустити, що в родині Brassicaceae дендроїдні волоски – це похідний тип трихом, що може формуватися в результаті збільшення ступеня галузистості інших їхніх типів, зокрема фуркатних чи зірчастих.

Еволіційну лінію LIII (або суперкладу «E») сформували види триб Chorisporeae, Dontostemoneae, Hesperideae, Anchonieae, Buniadeae, Shehbazieae та Euclidieae (Beilstein et al., 2006, 2008; Koch et al., 2007; Franzke et al., 2011; Huang et al., 2015; Guo et al., 2017; Mandáková et al., 2017; та ін.). Це єдина філогенетична група хрестоцвітих, до складу якої увійшли здебільшого ті види, що мають у своєму опушенні залозисті структури. У флорі України таких видів 14. Якщо розвиток покривних трихом є першою захисною реакцією епідермальної тканини рослин на екстремальні (особливо надмірну інсоляцію і високі або низькі температури) умови існування, то формування секреторних структур пов'язують зі специфікою обміну речовин тих чи інших груп рослин. У їхніх клітинах накопичуються, як правило, вторинні продукти метаболізму, ефірні олії (Huchelmann et al., 2017; Schuurink and Tissier, 2020). Секреторні утворення характерні для дуже багатьох видів сестринської родини Cleomaceae, що поширені здебільшого в тропіках та субтропіках Старого і Нового світу. Згідно з даними Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016), Cleomaceae є сестринською родиною Brassicaceae. У видів клеомових численні й дуже різноманітні за структурою залозисті волоски й рідкісні або зовсім відсутні прості трихоми (Pax, 1891; Iltis et al., 2011; Ilyinska, 2015). Отже, розвиток залозистих структур також вказує на існування близьких споріднених зв'язків між родинами Brassicaceae та Cleomaceae і є одним із свідчень паралельного розвитку цих двох родин (Hall et al., 2002; Iltis et al., 2011; APG-IV, 2016).

У таксонів флори України, що належать до LIII, просте опушення складається із нерозгалужених (*Clausia* та *Chorispora*) або із простих та фуркатних (триби Hesperideae, Euclidieae та Buniadeae) чи із зірчастих і дендроїдних (Anchonieae) трихом. Характерно, що більшість видів лінії LIII на досліджуваній території знаходяться на межі свого природного поширення (*Clausia aprica*, *Chorispora tenella*, *Strigosella africana*, *Neotorularia torulosa*,

© Slovak University of Agriculture in Nitra
www.uniag.sk
ISSN 2585-8246

N. contortuplicata, *Bunias orientalis*, *Euclidium syriacum* (L.) W.T.Aiton) або належать до числа занесених (*Bunias erucago*), чи тих, що відомі в культурі (*Matthiola incana*, *M. longipetala*) і поширені здебільшого в трав'яних, синантропних біотопах або в інших, але із слабко розвиненим рослинним покривом. За нашими даними тільки рід *Hesperis* в Україні включає дев'ять видів, більшість яких є складовими ряду *Matronales* Tzvel. (Tzvelev, 1959). Результати нещодавніх молекулярно-біологічних досліджень близько 40 видів показали, що рід *Hesperis* сформувався в ірано-туранському флористичному регіоні в середньому міоцені під час редукції Тетіса і розширення знелісненних територій, а фуркатні й залозисті волоски належать до його анцесторних ознак (Eslami-Farouji et al., 2021). У видів *Hesperis*, що поширені в Південно-Західній Азії, наприклад, опушення значно густіше, ніж у тих, що характерні для флори України (Cullen, 1965; Dvořák, 1968a,b; Duran and Çetin, 2016; Eslami-Farouji, et al., 2018).

Висновок

Види Brassicaceae флори України мають ізоморфне (170 видів) або гетероморфне (59 видів) опушення. У 23 видів трихоми зовсім відсутні. Ізоморфне опушення в найбільшого числа (120) видів складається із простих волосків, у небагатьох – із мальпігієвих (23) або зірчастих (23) трихом; дуже незначна частка видів має дендроїдні (3) та фуркатні (1) волоски. Для гетероморфного опушення хрестоцвітих України найбільше характерна комбінація простих і фуркатних волосків (44). Поєднання дендроїдних та зірчастих трихом – спостерігається лише у одного виду, а залозисті структури властиві тільки 14 видам. На досліджуваній території за видовою чисельністю найкраще представлені хрестоцвіті еволюційно-філогенетичних ліній LI та LII. У цілому, структурна різноманітність трихом Brassicaceae відображає широку екологічну амплітуду видів і корелює, певною мірою, з помірно-континентальним кліматом України. У біотопах з достатньою вологістю, оптимальною інсоляцією та задовільною якістю ґрунту спостерігаються види без волосків або опушені простими трихомами, в тому числі в комбінації з фуркатними волосками. Види із щільним опушенням із розгалужених трихом населяють посушливі біотопи з інтенсивною інсоляцією, недостатнім зволоженням і бідним субстратом.

References

ABDEL, K.K. 2005. Morphological studies on trichomes of Brassicaceae in Egypt and taxonomic significance. In *Acta Botanica Croatica*, vol. 64(1), p. 57–73.

AGNIHOTRI, A., SETH, C.S. 2019. Transgenic brassicaceae: A promising approach for phytoremediation of heavy metals. In: Narasimha, M., Prasad, V. *Transgenic Plant Technology for Remediation of Toxic Metals and Metalloids.* Academic Press, Telangana, India, p. 239–255. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814389-6.00011-0

AL-SHEHBAZ I.A. 2010. Brassicaceae Burnett. In: Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. *Flora of North America North of Mexico* [Online]. 21+ vols. New York and Oxford. Vol. 7. [cit. 2021-04-02]. Available at: http://floranorthamerica.org/Brassicaceae

AL-SHEHBAZ I.A., GERMAN D., KARL R., JORDON-THADEN I., KOCH M. 2011. Nomenclatural adjustments in the tribe Arabideae (Brassicaceae) In *Plant Diversity and Evolution*, vol. 129(1), p. 71–76. https://doi.org/10.1127/1869-6155/2011/0129-0044

AL-SHEHBAZ, I.A. 2012. A generic and tribal synopsis of the Brassicaceae (Cruciferae). In *Taxon*, vol. 61(5), p. 931–954. https://doi.org/10.1002/tax.615002

AL-SHEHBAZ, I.A. 2015. Brassicaceae. In: Hong, D.Y. (ed.) *Flora of Pan-Himalaya*. Vol. 30. Cambridge : Cambridge University Press; Beijing : Science Press, p. 1–595. ISBN 9781107158986.

AL-SHEHBAZ, I.A. 2020. Ten new species in the southern African genus *Heliophila* (Brassicaceae; Cruciferae). In *Phytotaxa*, vol. 434(1), p. 65–88. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.434.1.5

ANČEV, M., GORANOVA, V. 2006. Trichome morphology of eleven genera of the tribe Alysseae (Brassicaceae) occurring in Bulgaria. In *Willdenowia*, vol. 36(1), p. 193–204. https://doi.org/10.3372/wi.36.36116

ANJUM, N.A., GILL, S.S., DHANKHER, O.P., JIMENEZ, J.F., TUTEJA, N. 2018. Editorial: The Brassicaceae – Agri-Horticultural and Environmental Perspectives. In *Frontiers in plant science*, vol. 9, 1141. Available at: https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01141

APG (THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP) IV, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. In *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 181(1), p. 1–20.

ARSHAD, W., MARONE, F., COLLINSON, M.E., LEUBNER-METZGER, G., STEINBRECHER, T. 2020. Fracture of the dimorphic fruits of *Aethionema arabicum* (Brassicaceae). In *Botany*, vol. 98(1), p. 65–75. https://doi.org/10.1139/cjb-2019-0014

ASSUNÇÃO, A.G., SCHAT, H., AARTS, M.G. 2003. Thlaspi caerulescens, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants. In *New Phytologist*, vol. 159(2), p. 351–360. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00820.x

BALL, P.W., HEYWOOD, V.H., AKEROYD, J.R. (eds). 1993. Cruciferae. In Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O.,

et al. (eds) *Flora Europaea*. Vol. 1. 2nd ed., Univ. Press, Cambridge, p. 313–417. ISBN 9780521410076

BEILSTEIN, M.A., AL-SHEHBAZ, I.A., KELLOGG, E.A. 2006. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. In *American Journal of Botany*, vol. 93(4), p. 607–619. https://doi.org/10.3732/ajb.93.4.607

BEILSTEIN, M.A., AL-SHEHBAZ, I.A., MATHEWS, S., KELLOGG, E.A. 2008. Brassicaceae phylogeny inferred from phytochrome A and ndhF sequence data: tribes and trichomes revisited. In *American Journal of Botany*, vol. 95(10), p. 1307–1327. https://doi.org/10.3732/ajb.0800065

BICKFORD, C.P. 2016. Ecophysiology of leaf trichomes. In *Functional Plant Biology*, vol. 43(9), p. 807–814. https://doi.org/10.1071/FP16095

BOMBLIES, K., WEIGEL, D. 2007. *Arabidopsis* – a model genus for speciation. In *Current opinion in genetics & development*, vol. 17(6), p. 500–504. https://doi.org/10.1016/j.gde.2007.09.006

BOTHE, H., SŁOMKA, A. 2017. Divergent biology of facultative heavy metal plants. In *Journal of Plant Physiology*, vol. 219, p. 45–61. Available at: https://www.researchgate.net/publication/319595283

BRANCA, F., MAGGIONI, L. 2020. Exploiting Sicilian *Brassica oleracea* L. complex species for the innovation of the agricultural systems and products: a review analysis. In *Acta Horticulturae*, no. 1267, p. 187–196. Available at: https://doi.org/10.17660/actahortic.2020.1267.29

BROADHURST, C.L., CHANEY, R.L., ANGLE, J.S., MAUGEL, T.K., ERBE, E.F., MURPHY, C.A. 2004. Simultaneous hyperaccumulation of nickel, manganese, and calcium in *Alyssum* leaf trichomes. In *Environmental Science & Technology*, vol. 8(21), p. 5797–5802. https://doi.org/10.1021/es0493796

BROCK, J.R., MANDÁKOVÁ, T., LYSAK, M.A., AL-SHEHBAZ, I.A. 2019. *Camelina neglecta* (Brassicaceae, Camelineae), a new diploid species from Europe. In *PhytoKeys*, vol. 115, p. 51–57. https://doi.org/10.3897/phytokeys.115.31704

BUSH, N.A. 1939. Krestotsvetnyye – Cruciferae Juss. [Cruciferous – Cruciferae Juss.]. In: Komarov V.L., Busch N.A. (eds) *Flora SSSR*. T. 8. Moskva, Leningrad : Izdatelstvo AN SSSR, s. 14–606.

CABI. 2020. *Hesperis matronalis* (damesrocket). In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. [cit. 2020-11-06]. Available at: https://www.cabi.org/ISC/datasheet/114775

CABI. 2021a. *Bunias orientalis* (Turkish warty-cabbage) In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. [cit. 2021-04-02]. Available at: https://www.cabi.org/isc/datasheet/109130

CABI. 2021b. *Capsella bursa-pastoris* (shepherd's purse) In: *Invasive Species Compendium*. Wallingford, UK: CAB International. [cit. 2021-04-02]. Available at: https://www.cabi.org/isc/datasheet/11223

CANDOLLE DE, A.P. 1821. *Regni vegetabilis Systema naturale*, vol. 2. Parisiis : Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, rue de Lille, nº 17, 745 p.

CANDOLLE DE, A.P. 1824. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 1. Parisiis : Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz, rue de Lille, nº 17, 748 p.

CHOPRA, D., MAPAR, M., STEPHAN, L., ALBANI, M.C., DENEER, A., COUPLAND, G., WILLING, E.-M., SCHELLMANN, S., SCHNEEBERGER, K. FLECK C., SCHRADER, A., HÜLSKAMP, M. 2019. Genetic and molecular analysis of trichome development in *Arabis alpina*. In *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 116(24), p. 12078–12083. https://doi.org/10.1073/pnas.1819440116

COSTACHE, I. 2011. New data about Hsperis pcnotricha in Romania. In *Journal of Horticulture and Forestry*, vol. 3(12), p. 347–350. https://doi.org/10.5897/JHF.9000078

CULLEN, J. 1965. *Hesperis* L. In: P.H. Davis (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Island*, vol. 1. Edinburgh: University Press, pp. 452–460.

DAR, M.I., NAIKOO, M.I., GREEN, I.D., SAYEED, N., ALI, B., KHAN, F.A. 2018. Heavy Metal Hyperaccumulation and Hypertolerance in Brassicaceae. In: Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Fujita, M. (eds) *Plants Under Metal and Metalloid Stress*. Springer, Singapore, p. 263–276.

DENNERT, E. 1885. Cruciferae. In *Botanische Heft: Forschungen aus dem Botanischen Garten zu Marburg*, vol. 1(1), S. 83–120.

DIDUKH, YA.P. (ed.) (2009) *Chervona knyha Ukrayiny*. *Roslynnyy svit* [Red Book of Ukraine. Flora]. Kyyiv : Hlobalkonsaltynh, 900 s. ISBN 978-966-97059-1-4 [in Ukrainian]

DOROFEEV, V.I. 2012. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.). Tsvelev N.N., Gel'tman D.V. (eds.) *Konspekt flory Vostchnoy Yevropy* [Synopsis of the flora of Eastern Europe]. T. 1. Sankt-Peterburg – Moskva : Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, s. 364–437.[in Russian]

DOROFEEV, V.I. 2013. Dopolneniya k rasprostraneniyu roda *Hesperis* L. (Cruciferae) v Severnoy Amerike i Kitaye [Additions to the distribution of the genus *Hesperis* L. (Cruciferae) in North America and China]. In *Turczaninowia*, vol. 16(2), p. 41–43. [In Russian]

DOROSHKOV, A.V., KONSTANTINOV, D.K., AFONNIKOV, D.A., GUNBIN, K.V. 2019. The evolution of gene regulatory networks controlling *Arabidopsis thaliana* L. trichome development. In *BMC plant biology*, vol. 19(1), p. 71–85. https://doi.org/10.1186/s12870-019-1640-2

DURAN, A. 2008. Two new species with pendulous fruits in *Hesperis* (Brassicaceae) from South Anatolia, Turkey. In *Novon*, vol. 18(4), p. 453–463. https://www.jstor.org/stable/20406334

DURAN, A., ÇETIN, Ö. 2016. New species and a synonym of the genus *Hesperis* (Brassicaceae) from Turkey. In *Turkish Journal of Botany*, vol. 40(1), p. 87–96. https://doi.org/10.3906/bot-1407-71

DVOŘÁK, F. 1965. A note on two species of the genus *Hesperis* L. in the Near East. In *Feddes Repertorium*, vol. 72(10), p. 19–24. https://doi.org/10.1002/fedr.19650720103

DVOŘÁK, F. 1968a. A contribution to the study of the genus *Clausia* Korn.-Tr. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, vol. 72, p. 559– 565.

DVOŘÁK, F. 1968b. *Hesperis* L. In: Rechinger HK (ed.) *Flora Iranica*, vol. 57/28.2, Graz : Akademische Druck, Verlag-Sannstalt, p. 266–273.

DVOŘÁK, F. 1973. The importance of the indumentum for the investigation of evolutional relationship in the family Brassicaceae. In *Österreichische Botanische Zeitschrift*, vol. 121(3–4), p. 155–164. https://doi.org/10.1007/bf01373969

DVOŘÁK, F. 1971. A Study on the Species *Arabis glandulosa* Kar. et Kir. In *Feddes Repertorium*, vol. 82(6), p. 421–432. https://doi.org/10.1002/fedr.19710820604

EBEL', A.L. 2002. Novyye svedeniya o rasprostranenii krestotsvetnykh (Brassicaceae) v Yuzhnoy Sibiri i Vostochnom Kazakhstane [New data on the distribution of crucifers (Brassicaceae) in Southern Siberia and Eastern Kazakhstan]. In *Turczaninowia*, vol. 5(2), p. 60–68. [In Russian]

ESLAMI-FAROUJI, A., KHODAYARI, H., ASSADI, M., ÇETIN, Ö., MUMMENHOFF, K., ÖZÜDOĞRU, B. 2021. Phylogeny and biogeography of the genus *Hesperis* (Brassicaceae, tribe Hesperideae) inferred from nuclear ribosomal DNA sequence data. In *Plant Systematics and Evolution*, vol. 307(2), p. 1–22. https://doi.org/10.1007/s00606-020-01727-y

ESLAMI-FAROUJI, A., KHODAYARI, H., ASSADI, M., ÖZÜDOĞRU, B., ÇETIN, Ö., MUMMENHOFF, K., BHATTACHARYA S. 2018. Numerical taxonomy contributes to delimitation of Iranian and Turkish *Hesperis* L. (Brassicaceae) species. In *Phytotaxa*, vol. 367(2), p. 101–119. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.367.2.1

FATERYGA, A.V., FATERYGA, V.V., SVIRIN, S.A., YENA A.V., YEVSEYENKOV P.E. 2019. *Olimarabidopsis pumila* (Stephan ex Willd.) Al-Shehbaz, O'Kane & R.A.Price. In: Raab-Straube E. von, Raus Th. (ed.), Euro+Med-Checklist Notulae, 11 [Notulae ad floram euro-mediterraneam pertinentes No. 40]. *Willdenowia*, vol. 49(3), p. 430. https://doi.org/10.3372/wi.49.49312

FRANCIS, A., CAVERS, P.B., WARWICK, S.I. 2009. The biology of Canadian weeds. 140. *Hesperis matronalis* L. In *Canadian journal of plant science*, vol. 89(1), p. 191–206. https://doi.org/10.4141/CJPS08094

FRANZKE, A., LYSAK, M.A., AL-SHEHBAZ, I.A., KOCH, M.A., MUMMENHOFF, K. 2011. Cabbage family affairs: the evolutionary history of Brassicaceae. In *Trends in plant science*, vol. 16(2), p. 108–116. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.11.005

FUENTES-SORIANO, S., AL-SHEHBAZ, I. 2013. Phylogenetic relationships of mustards with multiaperturate pollen (*Physarieae*, Brassicaceae) based on the plastid ndhF gene: implications for morphological diversification. In *Systematic Botany*, vol. 38(1), p. 178–191. https://doi.org/10.1600/036364413X661854

FUKUDA, N., KITAJIMA, N., TERADA, Y., ABE, T., NAKAI, I., HOKURA, A. 2020. Visible cellular distribution of cadmium and zinc in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri* ssp. *gemmifera* determined by 2-D X-ray fluorescence imaging using high-energy synchrotron radiation. In *Metallomics*, vol. 12(2), p. 193–203. https://doi.org/10.1039/c9mt00243j

GODÉ, C., DECOMBEIX, I., KOSTECKA, A., WASOWICZ, P., PAUWELS, M., COURSEAUX, A., SAUMITOU-LAPRADE, P. 2012. Nuclear microsatellite loci for *Arabidopsis halleri* (Brassicaceae), a model species to study plant adaptation to heavy metals. In *American Journal of Botany*, vol. 99(2), p. e49-e52. https://doi.org/10.3732/ajb.1100320

GOSTIN, I.N. 2009. Anatomical and micromorphological particularities of vegetative organs in endemic *Erysimum wittmanii* Zaw. ssp. wittmanii. In *Analele Universităţii din Oradea Fascicula Biologie*, vol. 16(2), p. 74–79.

GOWLER, Z.R. 1998. *A Taxonomic Revision of the Genus Matthiola R.Br. (Cruciferae) and Related Genera :* dissertation theses. Edinburgh : University of Edinburgh. 338 p.

GUDŽINSKAS, Z. 1997. Conspectus of alien plant species of Lithuania. 3. Brassicaceae. In *Botanica Lithuanica*, vol. 3(3) p. 215–249.

GUO, X., LIU, J., HAO, G., ZHANG, L., MAO, K., WANG, X., ZHANG, D., MA T., HU, Q., AL-SHEHBAZ, I.A., KOCH, M.A. 2017. Plastome phylogeny and early diversification of Brassicaceae. In *BMC genomics*, vol. 18(1), 176. https://doi.org/10.1186/s12864-017-3555-3

HALL, J.C., SYTSMA, K.J., ILTIS, H.H. 2002. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. In *American Journal of Botany*, vol. 89(11), p. 1826–1842. https://doi.org/10.3732/ajb.89.11.1826

HAYEK, A. 1911. Entwurf eines Cruciferens-Systems auf phylogenetischer Grundlage. In *Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, vol. 27(1), Heft 2, S. 127–335.

HERLOFF, B. 1999. *Hesperis* pycnotricha found in Sweden. In *Svensk Botanisk Tidskrift*, vol. 93(4), p. 213–214.

HOPEWELL, T., SELVI, F., ENSIKAT, H.J., WEIGEND, M. 2021. Trichome Biomineralization and Soil Chemistry in Brassicaceae from Mediterranean Ultramafic and Calcareous Soils. In *Plants*, vol. 10(2), 377. Available at: https://doi.org/10.3390/plants10020377

HUANG, C.H., SUN, R., HU, Y., ZENG, L., ZHANG, N., CAI, L., ZHANG, Q., KOCH, M.A., AL-SHEHBAZ, I., EDGER, P.P., PIRES, J.C., TAN, D.Y., ZHONG, Y., MA, H. 2015. Resolution of Brassicaceae phylogeny using nuclear genes uncovers nested radiations and supports convergent morphological evolution. In *Molecular Biology and Evolution*, vol. 33(2), p. 394–412. https://doi.org/10.1093/molbev/msv226

HUCHELMANN, A., BOUTRY, M., HACHEZ, C. 2017. Plant glandular trichomes: natural cell factories of high biotechnological interest. In *Plant physiology*, vol. 175(1), p. 6–22. https://doi.org/10.1104/pp.17.00727

HÜLSKAMP, M. 2019. Trichomes. In *Current Biology*, vol. 29(8), p. 273–274. DOI: 10.1016/j.cub.2019.02.010

HURKA, H., FRIESEN, N., GERMAN, D.A., FRANZKE, A., NEUFFER, B. 2012. 'Missing link'species *Capsella* orientalis and *Capsella thracica* elucidate evolution of model plant genus *Capsella* (Brassicaceae).

In *Molecular ecology*, vol. 21(5), p. 1223–1238. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05460.x

ILLINSKA, A.P., KLYMENKO, S.V., KALISTA, M.S., GRYGORIEVA, O.V. 2019. *Aubrieta deltoidea* (L.) DC. (Brassicaceae) in Ukraine and Eastern Europe. In *Ukrainian Journal of Ecology*, vol. 9(1), p. 89–93.

ILTIS, H.H., HALL, J.C., COCHRANE, T.S., SYTSMA, K.J. 2011. Studies in the Cleomaceae. I. On the separate recognition of Capparaceae, Cleomaceae, and Brassicaceae. In *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 98(1), p. 28–36. https://doi.org/10.3417/2007017

ILYINSKA, A. DIDUKH, Y.P., BURDA, R., KOROTCHENKO, I. 2007. Rodyna Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – kapustovi (khrestotsviti) [Family Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – cabbage (cruciferous)]. In: Didukh Y.P. (red.): *Ekoflora Ukrayiny*, Vol. 5. Kyyiv: Fitosotsiotsentr, s. 7–538. ISBN 978-966-306-140-9 [in Ukrainian]

ILYINSKA, A.P. 2003. Taksonomichna znachushchist' oznak ul'trastruktury poverkhni lystkiv v rodyni Brassicaceae Burnett. Naukovyy visnyk Chernivets'koho universytetu Seriya biolohiya [Taxonomic significance of the leaf surface ultrastructure features in the Brassicaceae Burnett family]. In *Naukovyy visnyk Chernivets'koho universytetu*. Seriya biolohiya, t. 169, p. 167–176. [in Ukrainian]

ILYINSKA, A.P. 2015. Spektry morfolohichnykh oznak Brassicaceae s.l.: vehetatyvni orhany Roslyn [Spectra of morphological features of Brassicaceae s. l.: vegetative organs]. In *Ukrainian Botanical Journal*, vol. 72(1), p. 8–18. [in Ukrainian] https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.008

ILYINSKA, A.P., SHEVERA, M.V. 2003b. Struktura poverkhni lystka predstavnykiv rodiv *Berteroa* DC., *Descurainia* Webb et Berth. та *Capsella* Medik. (Brassicaceae) [Leaf surface structure of representatives of the genera *Berteroa* DC., *Descurainia* Webb et Berth. and *Capsella* Medik. (Brassicaceae)]. In *Ukrainian Botanical Journal*, vol. 60(5), p. 522–527. [in Ukrainian]

ILYINSKA, A.P., SHEVERA, M.V. 2003a. Struktura poverkhni lystka predstavnykiv rodiv *Lepidium* L. ta *Cardaria* Desv. (Brassicaceae) [Leaf surface structure of representatives of the genera *Lepidium* L. and *Cardaria* Desv. (Brassicaceae)]. In *Ukrainian Botanical Journal*, vol. 61(2), p. 115–125. [in Ukrainian]

ILYINSKA, A.P., SYTNYK, K.M., SHEVERA, M.V. 1998. Transformatsiya poverkhnevoyi struktury lystkiv *Myagrum perfoliatum* L. (Brassicaceae) pry zrostanni v umovakh antropohennoho tysku [Transformation of the leaf surface structure of *Myagrum perfoliatum* L. (Brassicaceae) during growth under anthropogenic stress]. In *Ecology and Noospherology*, vol. 4(1–2), p. 6–11. [in Ukrainian]

JABEEN, N. 2020. Agricultural, Economic and Societal Importance of Brassicaceae Plants. In: Hasanuzzaman M. (ed) *The Plant Family Brassicaceae. Biology and Physiological Responses to Environmental Stresses*. Springer, Singapore, p. 45–128. https://doi.org/10.1007/978-981-15-6345-4

JANCHEN, E. 1942. Das System der Cruciferen. In *Österreichische botanische Zeitschrift*, vol. 91(1), p. 1–28.

JOHNSON, H.B. 1975. Plant pubescence: An ecological perspective. In *The Botanical Review*, vol. 41(3), p. 233–258. https://doi.org/10.1007/bf02860838

JORDON-THADEN, I.E., AL-SHEHBAZ, I.A., KOCH, M.A. 2013. Species richness of the globally distributed, arctic–alpine genus *Draba* L. (Brassicaceae). In *Alpine Botany*, vol. 123(2), p. 97–106. https://doi.org/10.1007/s00035-013-0120-9

KARABOURNIOTIS, G., LIAKOPOULOS, G., NIKOLOPOULOS, D., BRESTA, P. 2020. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: Structure–function coordination. In *Journal of Forestry Research*, vol. 31(1), p. 1-12. https://doi.org/10.1007/s11676-019-01034-4

KAYA, A., ÜNAL, M., SEFALI, A., MARTIN, E. 2019. Fruit and seed macro- and micromorphologies of the genus *Matthiola* (Brassicaceae) in Turkey and their taxonomic value. In *Turkish Journal of Botany*, vol. 43(4), p. 516–528.

KOCH, K., BARTHLOTT, W. 2009. Superhydrophobic and superhydrophilic plant surfaces: an inspiration for biomimetic materials. In *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, vol. 367(1893), p. 1487–1509. https://doi.org/10.1098/rsta.2009.0022

KOCH, K., BHUSHAN, B., BARTHLOTT, W. 2008. Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. In *Soft Matter*, vol. 4(10), p. 1943–1963. https://doi.org/10.1039/B804854A

KOCH, M.A., DOBEŠ, C., KIEFER, C., SCHMICKL, R., KLIMEŠ, L., LYSAK, M.A. 2007. Supernetwork identifies multiple events of plastid trn F (GAA) pseudogene evolution in the Brassicaceae. In *Molecular Biology and Evolution*, vol. 24(1), p. 63–73. https://doi.org/10.1093/molbev/msl130

KOCH, M.A., LEMMEL, C. 2019. *Zahora*, a new monotypic genus from tribe Brassiceae (Brassicaceae) endemic to the Moroccan Sahara. In *PhytoKeys*, vol. 135, p. 119–131. https://doi.org/10.3897/phytokeys.135.46946

KOENIG, D., WEIGEL, D. 2015. Beyond the thale: comparative genomics and genetics of *Arabidopsis* relatives. In *Nature Reviews Genetics*, vol. 16(5), p. 285–298. http://dx.doi.org/10.1038/nrg3883

KOTOV, M.I. 1979. Brassicaceae Burnett [Brassicaceae Burnett]. In: *Flora yevropeyskoy chasti SSSR*. T. 4. Leningrad : Nauka s. 30–148. [in Ukrainian]

KOTOV, M.I. 1953. Rodyna Cruciferae Juss. [Family Cruciferae Juss.]. In: *Flora URSR*. T. 5. Kyyiv : Vydavnytstvo AN URSR, s. 203–429. [in Ukrainian]

KOTOV, M.I. 1987. Brassicaceae [Brassicaceae]. In: *Opredelitel' vysshikh rasteniy Ukrainy*. Kiyev : Naukova dumka, s. 109–129. [in Ukrainian]

KUCHEREVS'KYY, V.V. 2004. Konspekt flory Pravoberezhnoho stepovoho Prydniprov'ya [A synopsis of the flora of the Right-Bank steppe Dnieper region]. Dnipropetrovs'k : Prospekt 292 s. ISBN 966-8345-13-4[in Ukrainian]

LANG, B. 2020. Die Turmgänsekresse *Pseudoturritis turrita* (L.) Al-Shebaz, Syn.: *Arabis turrita* L., im nördlichen Frankenjura [The rock cress *Pseudoturritis turrita* (L.) Al-Shebaz, Syn.: *Arabis turrita* L., in the northern Franconian Jura. In: RegnitzFlora – messages from the association for research into the flora of the Regnitz area [*RegnitzFlora – Mitteilungen des Vereins zur Erforschung der Flora des Regnitzgebietes*], vol. 10, p. 57–66. [in German] Available at: https://www.regnitzflora.de/band10_2020.html

LAZ'KOV, G.A., SENNIKOV, A.N., TOZHIBAYEV, K.SH., SULTANOVA, B.A. 2010. Novyye i redkiye adventivnyye rasteniya iz Kyrgyzstana i Uzbekistana [New and rare adventive plants from Kyrgyzstan and Uzbekistan]. In *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*, vol. 42, p. 226–231. [In Russian]

LINNÉ, C. 1753. *Species Plantarum*. Holmiae : Impensis Laurentii Salvii, 560 p.

LIU, H., LIU, S., JIAO, J., LU, T. J., XU, F. 2017. Trichomes as a natural biophysical barrier for plants and their bioinspired applications. In *Soft Matter,* vol. 13(30), p. 5096–5106. https://doi.org/10.1039/C7SM00622E

LIU, L. M., DU, X.Y., GUO, C., LI, D.Z. 2020. Resolving robust phylogenetic relationships of core Brassicaceae using genome skimming data. In *Journal of Systematics and Evolution*. Available at: https://doi.org/10.1111/jse.12666

MAGAUER, M., SCHÖNSWETTER, P., JANG, T.S., FRAJMAN, B. 2014. Disentangling relationships within the disjunctly distributed *Alyssum ovirense/A. wulfenianum* group (Brassicaceae), including description of a novel species from the north-eastern Alps. In *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 176(4), p. 486–505. https://doi.org/10.1111/boj.12214

MANDÁKOVÁ, T., HLOUŠKOVÁ, P., GERMAN, D.A., LYSAK, M.A. 2017. Monophyletic origin and evolution of the largest crucifer genomes. In *Plant physiology*, vol. 174(4), p. 2062–2071. https://doi.org/10.1104/pp.17.00457

MATTILA, T.M., LAENEN, B., SLOTTE, T. 2020. Population genomics of transitions to selfing in Brassicaceae model systems. In: Dutheil J.Y. (ed) *Statistical population genomics*. Humana, New York, USA, p. 269–287. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0199-0

MAZIE, A.R., BAUM, D.A. 2016. Clade-specific positive selection on a developmental gene: BRANCHLESS TRICHOME and the evolution of stellate trichomes in *Physaria* (Brassicaceae). In *Molecular phylogenetics and evolution*, vol. 100, p. 31–40. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.027

MERSHON, J.P., BECKER, M., BICKFORD, C.P. 2015. Linkage between trichome morphology and leaf optical properties in New Zealand alpine *Pachycladon* (Brassicaceae). In *New Zealand Journal of Botany*, vol. 53(3), p. 175–182. https://doi.org/10.1080/0028825X.2015.1042486

METCALFE, C.R., CHALK, L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 1. Oxford : Clarendon Press, 1500 p. ISBN 0198543832

MIRZADEH, V.S., ASSADI, M., SHEIDAI, M. 2015. Taxonomic implication of trichomes on pedicels and silicules in *Alyssum* L. (Brassicaceae) species in Iran. In *The Iranian Journal of Botany*, vol. 21(2), p. 133–141.

MITCHELL-OLDS, T. 2001. *Arabidopsis thaliana* and its wild relatives: a model system for ecology and evolution. In *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 16(12), p. 693–700. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02291-1

MOUSAVI, S. M., SHARIFI-RAD, J. 2014. Anatomical, palynological and micromorphological study of seed, trichome and stomata of *Cardaria draba* L. Desv (Brassicaceae) in Sistan, Iran. In *International Journal of Biosciences*, vol. 5(11), p. 63-69. https://doi.org/10.12692/ijb/5.11.63-69

MUMMENHOFF, K., POLSTER, A., MÜHLHAUSEN, A., THEIßEN, G. 2009. *Lepidium* as a model system for studying the evolution of fruit development in Brassicaceae. In *Journal of Experimental Botany*, vol. 60(5), p. 1503–1513. https://doi.org/10.1093/jxb/ern304

MUTLU, B. 2010. New morphological characters for some *Erysimum* (Brassicaceae) species. In *Turkish Journal of Botany*, vol. 34(2), p. 115–121. https://doi.org/10.3906/bot-0906-6

NIKOLIĆ, M., TOMAŠEVIĆ, V. 2020. Implication of the Plant Species Belonging to the Brassicaceae Family in the Metabolization of Heavy Metal Pollutants in Urban Settings. In *Polish Journal of Environmental Studies*, vol. 30(1), p. 523–534.

NIKOLOV, L.A. 2019. Brassicaceae flowers: diversity amid uniformity. In *Journal of experimental botany*, vol. 70(10), p. 2623–2635. https://doi.org/10.1093/jxb/erz079

NIKOLOV, L.A., SHUSHKOV, P., NEVADO, B., GAN, X., AL-SHEHBAZ, I.A., FILATOV, D., BAILEY, C.D., TSIANTIS, M. 2019. Resolving the backbone of the Brassicaceae phylogeny for investigating trait diversity. In *New Phytologist*, vol. 222(3), p. 1638–1651. https://doi.org/10.1111/nph.15732

NIKOLOV, L.A., TSIANTIS, M. 2017. Using mustard genomes to explore the genetic basis of evolutionary change. In *Current opinion in plant biology*, vol. 36, p. 119–128. Available at: https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.02.005

O'KANE, S.L.JR. 2010. *Physaria*. In: Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. *Flora of North America North of Mexico* [Online]. 21+ vols. New York and Oxford. Vol. 7. [cit. 2021-04-02]. Available at: http://floranorthamerica.org/Physaria

ORAN, S. (1996). Trichomes of the genus *Alyssum* L. (Cruciferae) in Jordan. In *Webbia*, vol. 50(2), p. 237–245. https://doi.org/10.1080/00837792.1996.10670604

PALLADIN, V.I. 1912. Anatomiya rasteniy [Plant Anatomy]. 5-ye izd. S.-Peterburg : Izdaniye A.S. Suvorina, 211 s. [In Russian]

PATTANAIK, S., PATRA, B., SINGH, S. K., YUAN, L. 2014. An overview of the gene regulatory network controlling trichome development in the model plant, *Arabidopsis*. In *Frontiers in plant science*, vol. 5, 259. Available at: https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00259

PAX, F. 1891. Capparidaceae. In Engler, A., Prantl, K. (eds). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 3(2). Leipzig : Engelmann, S. 209–236.

PAYNE, W.W. 1978. A glossary of plant hair terminology. In *Brittonia*, vol. 30(2), p. 239–255. https://doi.org/10.2307/2806659

POBEDIMOVA, YE.G. 1953. K poznaniyu roda *Cakile* Miller [To the knowledge of the genus *Cakile* Miller]. In Shishkin B.K. (ed.) *Botanicheskiye materialy gerbariya Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova AN SSSR*. Moscow, Leningrad : Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, t. 15, p. 62–78. [in Russian]

POLATSCHEK, A. 2010. Revision der Gattung *Erysimum* (Cruciferae), Teil 1: Russland, die Nachfolgestaaten der USSR (excl. Georgien, Armenien, Azerbaidzan), China, Indien, Pakistan, Japan und Korea. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. *Serie B für Botanik und Zoologie*, vol. 111, p. 181–275.

POLATSCHEK, A. 2011. Revision der Gattung *Erysimum* (Cruciferae), Teil 2: Georgien, Armenien, Azerbaidzan, Türkei, Syrien, Libanon, Israel, Jordanien, Irak, Iran, Afghanistan. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. *Serie B für Botanik und Zoologie*, vol. 112, p. 369–497.

POLATSCHEK, A. 2012. Revision der Gattung *Erysimum* (Cruciferae), Teil 3: Amerika und Grönland. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. *Serie B für Botanik und Zoologie*, vol. 113, p. 139–192.

POLATSCHEK, A. 2013a. Revision der Gattung *Erysimum* (Cruciferae): Teil 4. Nordafrika, Malta und Zypern. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. *Serie B für Botanik und Zoologie*, vol. 115, 57–74.

POLATSCHEK, A. 2013b. Revision der Gattung *Erysimum* (Cruciferae): Teil 5. Nord-, West-, Zentraleuropa, Rumänien und westliche Balkan-Halbinsel bis Albanien. In *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. *Serie B für Botanik und Zoologie*, vol. 115, 75–218.

POLATSCHEK, A., RECHINGER, K.H. 1968. *Erysimum* L. In: *Flora Iranica*. Vol. 57. Graz : Akademische Druck- u. Verlagsanstalt, p. 285–305. ISBN 978-3-201-00728-3.

POWO, 2021a. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. In: *Plants of the World Online* [cit. 2021-04-02]. Available at: http://powo.science.kew.org/taxon/

POWO, 2021b. *Erysimum* × *cheiri* (L.) Crantz In: *Plants of the World Online* [cit. 2021-04-02]. Available at: http://powo.science.kew.org/taxon/

POWO, 2021c. *Erysimum leucanthemum* (Stephan ex Willd.) B.Fedtsch. In: *Plants of the World Online* [cit. 2021-04-02]. Available at: http://powo.science.kew.org/taxon/

PRANTL, K. 1891. Cruciferae. In: Engler, A., Prantl K. (eds) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol. 3(2). Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, S. 145–206.

PRATS-MATEU, B., HAUSER, M.T., HEREDIA, A., GIERLINGER, N. 2016. Waterproofing in *Arabidopsis*: following phenolics and lipids *in situ* by confocal Raman microscopy. In *Frontiers in chemistry*, vol. 4, 10. https://doi.org/10.3389/fchem.2016.00010

PROTOPOPOVA, V.V. 1991. *Sinantropnaya flora Ukrainy i puti yeye razvitiya* [Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development]. Kiyev : Naukova dumka, 201 s. ISBN 5-12-001943-9 [in Ukrainian].

RAKHMETOV, D., VERGUN, O., RAKHMETOVA, S., FISHCHENKO, V. 2018. Antioxidant Potential of Selected Oil plants of Brassicaceae Burnett. In *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*, vol. 2, p. 133–139. https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2018.2585-8246.133-139

ROTONDI, A., ROSSI, F., ASUNIS, C., CESARACCIO, C. 2003. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. In *Journal of Mediterranean Ecology*, 4, 25–36.

SALARIATO, D.L., TRINIDAD, H., CANO, A., ZULOAGA, F.O., AL-SHEHBAZ, I.A. 2020. Molecular data reveal hidden diversity in the central Andean species *Weberbauera spathulifolia* (Thelypodieae: Brassicaceae). In *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 193(4), p. 523–545. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa026

SCHELLMANN, S., HULSKAMP, M. 2005. Epidermal differentiation: trichomes in *Arabidopsis* as a model system. In *International Journal of Developmental Biology*, vol. 49(5–6), 579–584. https://doi.org/10.1387/ijdb.051983ss

SCHIMPER, A. 1903. *Plant-geography upon a physiological basis*. Oxford : Clarendon Press, 839 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.122577

SCHUURINK, R., TISSIER, A. 2020. Glandular trichomes: microorgans with model status? In *New Phytologist*, 225(6), p. 2251–2266. https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2012.04913.x

SIVASUBRAMANIAN, R., MUKHI, N., KAUR, J. 2015. *Arabidopsis thaliana*: A Model for Plant Research. In: Bahadur B., Venkat M., Sahijram R.-L., Krishnamurthy K.V. (eds) *Plant Biology and Biotechnology*, vol. 2. Springer, New Delhi, India, p. 1–26. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2283-5_1

SOKOLOV, P.D. (otv. red.). 1985. Rastitel'nyye resursy SSSR. Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Semeystva Paeoniaceae – Thymelaeaceae [Plant resources of the USSR. Flowering plants, their chemical composition, use. Family Paeoniaceae – Thymelaeaceae]. Leningrad : Nauka, – 336 s. [In Russian]

SPANIEL, S., ZOZOMOVÁ-LIHOVÁ, J., PASSALACQUA, N.G., MARHOLD, K. 2012. Infraspecific classification of *Alyssum diffusum* (Brassicaceae) in Italy. In *Willdenowia*, vol. 42(1), p. 37–56. https://doi.org/10.3372/wi.42.42104

STEETS, J.A., TAKEBAYASHI, N., BYRNES, J.M., WOLF, D.E. 2010. Heterogeneous selection on trichome production in Alaskan *Arabidopsis kamchatica* (Brassicaceae). In *American Journal of Botany*, vol. 97(7), p. 1098–1108. https://doi.org/10.3732/ajb.0900362

TAKHTAJYAN, A.L. 1978. Floristicheskiye oblasti Zemli [The Floristic Regions of the World]. Leningrad : Nauka, 248 s. [In Russian]

THEOBALD, W.L., KRAHULIK, J.L., ROLLINS, R.C. 1979. Trichome description and classification. In: Metcalfe, C.R. and Chalk, L. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed. *Systematic Anatomy of Leaf and Stem, with a Brief History of the Subject*. Vol. 1. Oxford : Clarendon Press, p. 40–53. ISSN 0928-1541

THIERS, B.M. 2020. *The Worlds herbaria 2019. A summary report based on data from index herbariorum*. [cit. 2021-03-03]. Available at: http://sweetgum.nybg.org/science/ih/

TURIS, P., TURISOVA, I. 2019. Does *Erysimum hungaricum* Zapal. (Brassicaceae) still grow in Romania? In *Contribuții Botanice*, vol. 54, 107–122. https://doi.org/10.24193/contrib.bot.54.8

TZVELEV, N.N. 1959. Rod *Hesperis* L. v SSSR. [Genus *Hesperis* L. in the USSR.]. In: Shishkin, B.K. (ed) Botanicheskiye materialy gerbariya Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova AN SSSR [Botanical materials of the herbarium of the V.L. Komarov Academy of Sciences of the USSR], t. 19. Moskva; Leningrad: izdatel'stvo AN SSSR, s. 114–155.

VAN NORMAN, J.M., BENFEY, P.N. 2009. *Arabidopsis thaliana* as a model organism in systems biology. In *WIREs Systems Biology and Medicine*, vol. 1(3), p. 372–379. https://doi.org/10.1002/wsbm.25

VASILEVSKAYA, V.K. 1954. Formirovaniye lista zasukhoustoychivykh rasteniy [Formation of the leaf of drought-resistant plants]. Ashkhabad : Izdatel'stvo AN Turkmenskoy SSR, 184 s. [In Russian]

VERGUN, O., RAKHMETOV, D., FISHCHENKO, V., RAKHMETOVA, S., SHYMANSKA, O., DRUZ, N., BOGATEL, L. 2020. The lipid content in the seeds of Brassicaceae Burnett family. In *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*, vol. 1, p. 493–497. https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2017.2585-8246.493-497

VERGUN, O., RAKHMETOV, D., SHYMANSK, O., BONDARCHUK, O., IVANIŠOVÁ, E., KAČANIOVÁ, M., GRYGORIEVA, O., BRINDZA, J. 2021. Assessment of antioxidant and antimicrobial activities of *Crambe* spp. during vegetation. In *Acta Scientiarum Polonorum Technologia Alimentaria*, vol. 20(2), p. 197–211. https://doi.org/10.17306/J.AFS.2021.0927

VERGUN, O., SHYMANSKA, O., RAKHMETOV, D., FISHCHENKO, V., BONDARCHUK, O., RAKHMETOVA, S. 2019. Accumulation of nutrients in the raw of *Crambe* L. species. In *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*, vol. 3, p. 323–332. DOI: http://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.323-332

WALDEN, N., GERMAN, D.A., WOLF, E.M., KIEFER, M., RIGAULT, P., HUANG, X.C., KIEFER, C., SCHMICK, R., FRANZKE, A., NEUFFER, B., MUMMENHOFF, K., KOCH, M.A. 2020a. Nested whole-genome duplications coincide with diversification and high morphological disparity in Brassicaceae. In *Nature communications*, vol., 11(1), 1–12. https://doi.org/10.1038/s41467-020-17605-7

WALDEN, N., NGUYEN, T.P., MANDÁKOVÁ, T., LYSAK, M.A., SCHRANZ, M.E. 2020b. Genomic blocks in *Aethionema arabicum* support Arabideae as next diverging clade in Brassicaceae. In *Frontiers in Plant Science*, vol. 11, 719. Available at: https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00719

WARWICK, S. I. 2011. Brassicaceae in Agriculture. In: Schmidt R., Bancroft I. (eds) *Genetics and Genomics of the Brassicaceae.* Springer-Verlag, New York, US, p. 33–65. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7118-0_2

WEIGEND, M., MUSTAFA, A., ENSIKAT, H.J. 2018. Calcium phosphate in plant trichomes: the overlooked biomineral. In *Planta*, vol. 247(1), p. 277–285. https://doi.org/10.1007/s00425-017-2826-1

XIAO, K., MAO, X., LIN, Y., XU, H., ZHU, Y., CAI, Q., XIE, H., ZHANG, J. 2017. Trichome, a functional diversity phenotype in plant. In *Molecular Biology*, vol. 6(1), p. 1–6. https://doi.org/10.4172/2168-9547.1000183

YAN, A., PAN, J., AN, L., GAN, Y., FENG, H. 2012. The responses of trichome mutants to enhanced ultraviolet-B radiation in *Arabidopsis thaliana*. In *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, vol. 113, p. 29–35. Available at: https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2012.04.011

YANG, Y., KÖRNER, C., SUN, H. 2008. The ecological significance of pubescence in *Saussurea medusa*, a high-elevation Himalayan "woolly plant". In *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, vol. 40(1), p. 250–255. https://doi.org/10.1657/1523-0430(07-009)[YANG]2.0.CO;2

YENA, A.V., SVIRIN, S.A. 2011. Sverbiga krylatoplodnaya (*Bunias erucago* L.) – novyy adventivnyy vid rasteniy v Krymu [Sverbiga winged (*Bunias erucago* L.) – a new adventive plant species in the Crimea]. In *Priroda* (Simferopol), vol. 2, p. 28. [In Russian]

ZERAATKAR, A. ASSADI, M. 2018. Notes on *Matthiola spathulata* Conti (Brassicaceae). In *Phytotaxa*, vol. 338(1), p. 140–144. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.338.1.14

ŻYŁA, N., FIDLER, J., BABULA-SKOWROŃSKA, D. 2021. Economic and Academic Importance of *Brassica oleracea*. In: Liu S., Snowdon R., Kole C. (eds) *The Brassica Oleracea Genome. Springer International Publishing, Cham, Schwitzerland*, p. 1–6. https://doi:10.1007/978-3-030-31005-9_1